АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIX

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1964 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ XLIX

ВЫПУСКИ 1—6

Подписано к печати 7 I 1964 г. М-24801. Бумага $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. 5. Печ. л. 10=13.70 усл. печ. л.—1 вкл. Уч.-изд. л. 17.16. Тираж 2815. Зак. 446.

1-я тип. Издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

И З Д А Т Е Л Ь С Т В О «Н А У К А»

МОСКВА 1964 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство „Наука“, Редакция «Ботанического журнала»

УДК 006.3 : 006.2 : 58

ТРЕТИЙ СЪЕЗД ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Современный этап коммунистического строительства в нашей стране характеризуется все возрастающим значением науки как действенного фактора общественного развития. Советская наука, являясь надежной помощницей партии и народа в строительстве коммунизма, оказывает все большее влияние на жизнь советских людей и определяет в значительной степени прогресс нашего общества.

В специальном постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой» подчеркнута важная роль биологических дисциплин в неуклонном подъеме народного хозяйства, здравоохранения и культуры. Биология, являясь теоретической основой ряда отраслей народного хозяйства, должна овладеть важнейшими биологическими закономерностями существования и эволюции организмов, вскрыть новые, более совершенные пути управления ими, выявить и поставить на службу обществу огромные природные ресурсы нашей Родины.

Биология должна развиваться единым фронтом, как комплекс взаимосвязанных наук, изучающих строение и функции живой материи на всех уровнях ее развития с применением вполне современных и эффективных методов исследования.

Незыблемой методологической основой советской биологической науки является диалектический материализм, объясняющий причинность органического мира и обосновывающий творческий подход к его преобразованию.

В связи с дальнейшим подъемом биологической науки в нашей стране крайне важно именно сейчас оценить современное состояние, наметить конкретные задачи и пути развития отдельных отраслей биологии. Вот почему работа Третьего съезда Всесоюзного ботанического общества (ВБО), собравшегося с 23 по 28 сентября 1963 г. в Ленинграде, была посвящена обсуждению основных, проблемных задач ботанических исследований в СССР в свете реализации решений партии и правительства.

Ботанику, объектом изучения которой являются растения и растительный покров в целом, в настоящее время зачастую не относят к числу перворазрядных наук, таких, например, как физика или химия. Однако, несмотря на колоссальные успехи этих наук, значение растений в жизни человека по-прежнему остается огромным. Синтетическая химия пока еще не создала пищевых продуктов для человека и сельскохозяйственных животных, хотя и начинает нас обувать и одевать. Но несмотря на последнее, значение растений и животных как продуктов сырья для тканей и обуви остается значительным. Древесина как основной строительный материал, сырье для бумаги и химической промышленности в настоящее время получается за счет эксплуатации естественных лесных насаждений. Синтетическая химия создала уже много лекарственных средств, но лекарства растительного происхождения все еще играют и будут играть большую роль в медицине. Чрезвычайно важно водоохранное, почвозащитное, гигиеническое и эстетическое значение природного и создаваемого человеком растительного покрова нашей планеты. Человечество должно тщательно и всесторонне изучать, рационально осваивать, обогащать и охранять растительный мир Земли, тем более это должна делать

страна строящегося коммунизма, чтобы полностью удовлетворить все возрастающие потребности всех членов советского общества. Практическое значение растений неоспоримо, однако важность общего изучения растительного мира и особенно широкой разработки теоретических проблем современной ботаники не всегда бывает осознана. Фундаментальные успехи изучения организмов методами химии и физики приводят многих исследователей к мысли, что важнейшие закономерности органического, в том числе и растительного, мира могут быть полностью выявлены на молекулярном, клеточном уровне или самое большее на уровне организма, а всем остальным можно и пренебречь.

На съезде ВБО особенно подчеркивалась мысль о том, что необходим более широкий подход к овладению закономерностями органического мира. Необходимо расширение теоретических исследований во всех областях ботаники, включая также и «надорганизменные» уровни: видовой (или популяционный), биоценотический (фитоценотический) и на уровне живого покрова всей земли в целом (биостроматический). Совершенно очевидно, что такие важнейшие биологические процессы, как видообразование и эволюция растительного мира (так же, как и животного) могут быть полностью изучены только при условии, если это изучение ведется на всех упомянутых выше уровнях.

Второй момент, отчетливо выраженный в работе съезда ВБО, — это необходимость значительного повышения общего уровня ботанических исследований. Обычно ботанику относят к разряду описательных наук. Зачастую ей необоснованно противопоставляют точные науки, не считаясь с тем, что и в ботанике проявляется отчетливая тенденция к перестройке всех ее разделов на новом уровне, путем широкого применения эксперимента, моделирования, использования современных точных методов исследования, основанных на последних достижениях физики, химии, математики, кибернетики. Вот почему необходимо всячески поддержать эти прогрессивные тенденции, от чего во многом зависят дальнейшие теоретические и практические успехи нашей науки.

Актуальные вопросы коммунистического строительства в СССР требуют объединения всех сил советских ботаников для решения основных теоретических проблем науки, имеющих непосредственный выход в практику, для разработки биологических основ рационального использования, восстановления, реконструкции и охраны растительного мира, для общего повышения теоретического и методического уровня научных исследований и расширения популяризации и пропаганды ботанических знаний.

Вполне понятно, что большая и все возрастающая роль в решении всех этих задач должна принадлежать Всесоюзному ботаническому обществу — самому широкому и добровольному объединению ботанической общественности. Через своих членов оно тесно соприкасается со всеми отраслями народного хозяйства, здравоохранения и культуры. К своему Третьему съезду Всесоюзное ботаническое общество объединило значительное большинство наиболее квалифицированных ботанических кадров нашей страны. Оно насчитывает сейчас в своем составе более 3500 членов; помимо его центральной организации в Ленинграде, в союзных республиках и во многих городах насчитывается около 40 отделений Общества.

Естественно, что состоявшийся съезд ВБО не имел возможности рассмотреть в полном объеме все проблемы и задачи, стоящие перед советской ботаникой на современном этапе. Поэтому было решено сосредоточить внимание делегатов на обсуждении нескольких важнейших проблем, посвятив им специальные симпозиумы.

Наиболее общие вопросы развития ботаники в СССР, ее проблематики на различных уровнях изучения растительного мира, ее роли и месте в строительстве коммунистического общества и повышения уровня сельского хозяйства и медицины были рассмотрены в докладах президента Общества акад. В. Н. Сукачева и чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко. Отдельные симпозиумы были посвящены вопросам систематики и эволюции растений, культурным растениям и обогащению растительных ресурсов в СССР, взаимоотношениям растений и среды в крайних условиях существования, закономерностям строения и распределения растительного покрова и растительным ресурсам и их рациональному использованию и повышению продуктивности.

На заседаниях съезда, в многочисленных докладах и выступлениях были подчеркнуты значительные успехи в развитии советской ботаники за шесть лет, прошедших со времени Второго съезда ВБО.

Подошла к своему завершению капитальная тридцатитомная «Флора СССР», издан и издается ряд локальных «Флор», расширился круг исследований по низшим растениям. Большие достижения имеет геоботаника особенно в разработке вопросов геоботанического картографирования и районирования, углубленном познании растительных сообществ и факторов, их формирующих, в различных природных зонах. Многое сделано в области ботанического ресурсоведения и изучении культурных растений. Советские физиологи растений, тесно связанные с запросами практики, разработали ряд совершенно новых теоретических положений в области изучения фотосинтеза, минерального питания растений, выяснения жизнедеятельности растений в крайних условиях существования и т. п.

Однако еще более важные и сложные задачи стоят перед ботаниками нашей страны в дальнейшем. Третий съезд ВБО уделил много внимания обсуждению и определению тех конкретных целей, которым должны посвятить свои усилия представители различных ботанических дисциплин. Так, в области систематики высших и низших растений особенно подчеркивалась необходимость всемерного усиления исследований по внутривидовой систематике и филогении, развития работ по картированию ареалов, создания различного рода определителей растений. Систематика крайне нуждается в широком применении современных методов исследования (цито-эмбриологических, физиологических, биохимических и т. п.).

Одной из важнейших задач геоботаники является изучение биологической и хозяйственной продуктивности растительного покрова с целью его наиболее рационального использования и преобразования, составление государственной геоботанической карты СССР масштаба 1 : 2 500 000. Должны быть расширены исследования лесов, природных кормовых угодий и территорий, связанных с освоением и орошением сельскохозяйственных земель.

Перед ботаническим ресурсоведением стоят большие и неотложные задачи по дальнейшему выявлению потенциальных богатств растительного мира СССР. Особенно необходима организация комплексного изучения полезных растений в государственном масштабе, с четко поставленной аппробацией их и экономической оценкой.

Дальнейшее развитие исследований в области физиологии и биохимии растений должно быть направлено на раскрытие физиологических процессов и механизмов фотосинтеза и дыхания как определяющих сущность жизнедеятельности растений. Широкое развитие химизации сельского хозяйства в нашей стране настоятельно требует расширения исследований в области минерального питания растений, необходимо также разрабатывать и широко внедрять новые методы оценки потребности растений в удобрениях.

Должно быть больше уделено внимания вопросам широкого использования таких ботанических закономерностей, как гетерозис, полиплоидия, полигамия и т. п. в селекции культурных растений. Ботаники должны оказать всемерное содействие растениеводству в районах нового освоения земель (в Сибири, Казахстане, в пустынях Средней Азии и др.).

Для обсуждения ряда важнейших перспективных вопросов ботаники съезд наметил провести в дальнейшем специальные симпозиумы.

Съезд рассмотрел и утвердил отчетный доклад Совета ВБО и одобрил его деятельность. Съезд выразил глубокую благодарность многолетнему президенту ВБО акад. Владимиру Николаевичу Сукачеву за проведенную им большую и плодотворную деятельность по руководству Обществом.

Был избран новый руководящий состав Общества (президент — Е. М. Лавренко, ученый секретарь — А. А. Юнатов), избран почетный президент (В. Н. Сукачев) и ряд почетных членов Общества.

Третий съезд Всесоюзного ботанического общества провел большую и плодотворную работу. Он широко рассмотрел и обсудил важнейшие направления развития ботаники в СССР. Советские ботаники приложат все силы к тому, чтобы сделать достойный вклад в народное хозяйство нашей Родины, в построение процветающего коммунистического общества.

УДК (571.1) : 581.9 : 581.526.42 : 581.526·427

П. Л. Горчаковский

РЕЛИКТОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ В ЛЕСОСТЕПИ ТОБОЛ-ИШИМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ И ГЕНЕЗИС СИБИРСКОГО КРЫЛА ЕЕ АРЕАЛА

С 4 рисунками

(Получено 21 III 1963)

Липа мелколистная *Tilia cordata* Mill. относится к числу характерных компонентов широколиственно-лесного (неморального) флороценогенетического комплекса. По сравнению с другими древесными растениями этого комплекса она менее требовательна к теплу и богатству почвы. Ареал липы довольно глубоко вклинивается в пределы Западно-Сибирской равнины. На Алтае, Кузнецком Алатау и на р. Енисее близ устья р. Маны *T. cordata* Mill. замещается близким видом *T. sibirica* Bayer; к последнему тяготеют (географически и таксономически) островные местонахождения липы в Нарымском крае и в верховьях р. Оми.

Хотя в научной литературе имеются некоторые сведения о произрастании липы мелколистной на Западно-Сибирской равнине (Крылов, 1935, и др.), до настоящего времени еще не было дано достаточно полной и точной характеристики ее распространения. Автором этой статьи уточнены пределы распространения липы мелколистной в Западной Сибири, прослежены ее экологические особенности близ границы ареала и описано исключительно интересное реликтовое изолированное местонахождение этого вида. Анализ упомянутого местонахождения позволяет по-новому осветить некоторые этапы истории расселения липы мелколистной в Сибири и формирования восточного крыла ее ареала.

Ареал липы мелколистной в Западной Сибири

На основании результатов наших полевых исследований, а также имеющихся литературных источников (Словцов, 1891; Пешников, 1910; Крылов, 1935; Юдин, 1938; Хлонов, 1960) и материалов лесоустройства можно дать следующую характеристику пределов распространения липы мелколистной на восточном крыле ее ареала (рис. 1). Северная граница ареала липы, перевалив через Уральский хребет в его сравнительно пониженной части под 58° с. ш. (близ станции Хребет Уральский на горно-заводской железнодорожной линии между станциями Теплая Гора и Кушва), круто поворачивает на север и идет по восточному склону хребта близ горы Павдинский Камень и подножья горы Серебрянский Камень к пос. Бокситы, пересекает р. Сосьву близ дер. Усть-Канда и достигает Половинного увала и дер. Першино в 10—15 км южнее г. Ивделя. Отсюда граница резко смещается на юго-восток, идет по правобережью р. Лозьвы, а близ с. Ликино переходит на левобережье, следуя по нему до самого устья Лозьвы. Затем граница по левобережью р. Тавды направляется к с. Еремино, достигает дер. Евра на одноименной реке, выходит на правобережье р. Конды и идет по нему до устья р. Катым. К р. Иртышу граница ареала подходит близ устья р. Демьянки,[1] а отдельные место-

[1] П. Н. Крылов (1935) упоминает о встречаемости липы в верховьях р. Демьянки. Как разъяснила нам Л. П. Сергиевская, эта ссылка основана на сведениях, полученных

нахождения липы проникают и севернее, до дер. Цингалы. Отсюда граница распространения липы круто смещается на юг, а затем и на восток, проходя по правобережью Иртыша на расстоянии 10—30 (редко 40) км от реки (граница на этом участке по своей конфигурации в основном совпадает с очертаниями русла Иртыша, но отходит от него дальше по долинам некоторых более крупных притоков). Восточным пределом более или менее сплошного распространения липы является с. Знаменское на Иртыше, однако отдельные экземпляры и куртины этой породы доходят до окрестностей с. Екатерининского близ г. Тары.

Северная граница липы в основном проходит южнее предполагаемой области максимального оледенения, по территории, где преобладают четвертичные озерно-аллювиальные, аллювиальные и аллювиально-делю-

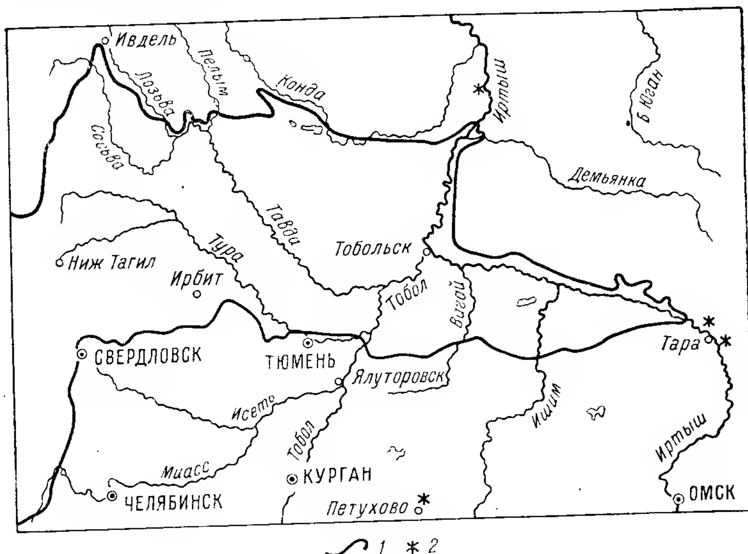


Рис. 1. Ареал липы мелколистной *Tilia cordata* Mill. в Западной Сибири.

1 — сплошное распространение; *2* — оторванные местонахождения.

виальные отложения (Карта отложений четвертичной системы Западной Сибири. . ., 1961).

Анализ северной границы ареала показывает, что на восточном склоне Урала липа довольно далеко проникает на север, чему благоприятствует хороший дренаж, а также расчлененность рельефа, обеспечивающая большее разнообразие местообитаний. В самом северном пункте на этом участке ареала, близ г. Ивделя, липа растет в виде куста под пологом сосновых лесов на хорошо прогреваемых склонах. В пределах Западно-Сибирской равнины северная граница липы проходит по дренированным местам (вершины грив и увалов, высокие речные террасы) близ русел сравнительно крупных рек — Лозьвы, Тавды, Пелыма, Конды и Иртыша. Липа здесь растет чаще в виде кустарника высотой до 3—6 м в подлеске сосновых, березовых и пихто-еловых (с примесью березы) лесов. Местами в пихтово-еловых и березовых лесах она внедряется и в древесный ярус, достигая высоты 14—18 м (а в исключительных случаях 23 м) и образуя примесь до 10% общей древесной массы. Для занимаемых ею местообитаний характерны относительно плодородные суглинистые среднеувлажненные слабооподзоленные почвы, нередко со вторым гумусовым горизонтом (без признаков заболачивания). Интересно, что липа близ северного предела ее распространения встречается наиболее обильно и достигает

от Патканова; экземпляров липы из этих мест в гербарии Томского университета нет. Учитывая возможность ошибки, мы не принимаем во внимание эти сведения впредь до их проверки и подтверждения.

наибольшей высоты в районе распространения обширных мелководных слабопроточных озер, называемых местным населением «туманами» (Леушинский туман, Сатыгинский туман, Юмасинский туман и др.). В таких местах влажность воздуха в течение вегетационного периода повышена, а континентальность климата несколько смягчена. Достаточно благоприятны для липы, видимо, и дренированные местоположения на гривах среди болот, где соседство обширных болотных массивов также влечет за собой некоторое увлажнение и смягчение местного микроклимата.

Относительно далекому продвижению липы на север вдоль Иртыша благоприятствовало отепляющее и смягчающее влияние этой крупной реки, несущей на север массы более теплой воды, на климат окружающей местности. Нельзя также исключать возможность переноса плодов и даже подмытых кустов липы на север речными водами.

Основным фактором, ограничивающим распространение липы на севере, является недостаток тепла (короткий вегетационный период, недостаточная прогреваемость почвы). Липа на северном пределе распространения страдает от заморозков, а плоды ее в отдельные годы не успевают дозреть. Близ северной границы ареала липа не встречается на открытых местах (вырубки, гари и т. п.), а растет под защитой древесного полога (в подлеске или втором ярусе древостоя). В крайних северных условиях существования возрастает потребность этой древесной породы в свете; она избегает сильно сомкнутых тенистых темнохвойных лесов, а растет в сосновых, березовых или смешанных березово-пихтово-еловых лесах (в последних избирая более осветленные и лучше прогреваемые участки). На более бедных и сухих почвах, свойственных сосновым лесам, липа принимает вид кустарника, возобновляющегося обычно вегетативным путем, тогда как на более плодородных и лучше увлажненных почвах, присущих березовым и смешанным березово-пихтово-еловым лесам, нередко растет в виде невысокого дерева.

Южный предел распространения липы проходит по восточному склону Южного и Среднего Урала от оз. Кисегач через Ильменские горы к пос. Карабаш и оз. Увильды, к северо-восточному берегу оз. Иткуль, затем к ст. Полдневой и Азов-горе близ г. Полевского. Пересекая р. Исеть близ ст. Палкино (в 10 км к западу от Свердловска), граница идет к оз. Исетскому, а потом поворачивает на восток, проходит мимо пос. Монетный и ст. Асбест. Отсюда граница направляется к южной окраине оз. Ирбитского, к д. Серково на р. Юрмыч, выходит на р. Ницу близ д. Чубаровское, идет вдоль этой реки, а в 30 км от устья, резко повернув к югу, подходит к южной окраине Бахметского болота (близ пос. Щелконогово) и к «Липовой гриве» в 5 км к юго-западу от пос. Тугулым.

Далее граница пересекает р. Туру близ с. Каменского (выше г. Тюмени), идет сначала по левобережью этой реки, а затем вновь выходит на правобережье недалеко от ее устья. Перейдя через р. Тобол в 25 км выше места впадения Туры, граница идет к пос. Лесному, с. Чумаково, пересекает р. Вагай близ устья р. Бамехлей, реку Ишим у дер. Викулово, а затем, минуя деревни Малое Веретье, Малый Аев и Яковлевку, все более приближается к Иртышу, достигая его у с. Знаменского.

Крайние юго-восточные местонахождения липы на восточном склоне Урала связаны с берегами крупных озер (Кисегач, Увильды, Иткуль) или с островами среди них, а также с хорошо увлажненными лощинами и долинами ручьев. В пределах Западно-Сибирской равнины липа на южной границе ареала встречается на песчаных почвах в сосновых лесах и на суглинистых почвах в смешанных березово-пихтово-еловых лесах, занимая дренированные местоположения в окружении болот и заболоченных лесов. В бассейне р. Пышмы одним из характерных южных местонахождений липы является «остров» Авраам — дренированная грива среди крупного Бахметского болота, к северо-западу от пос. Тугулым. Здесь произрастают липа, а также ель сибирская, кедр сибирский и пихта сибирская (последние два вида в других местах Припышминских боров

в диком состоянии редки). Кроме того, липа произрастает в сосновом лесу почти у самой южной кромки Бахметского болота; вместе с ней здесь встречается папоротник *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Растет липа здесь как в виде высокого кустарника, так и в виде дерева. Сохранению ее близ болот и на «островах» среди них благоприятствовали близость грунтовых вод, хорошее (но не избыточное) увлажнение почвы, относительное богатство ее перегноем и минеральными веществами, а также более высокая влажность воздуха (благодаря соседству болотного массива) и недоступность или малая доступность таких мест для лесных пожаров.

В бассейне Иртыша близ южного предела своего распространения липа входит в состав сосновых, еловых и реже пихтовых лесов на дренированных местоположениях (гривы и другие повышения) в окружении заболоченных лесов и болот. В сосняках она обычно образует подлесок, а в некоторых более продуктивных ассоциациях на относительно плодородных почвах растет в виде дерева высотой до 12—14 м. В еловых и пихтовых лесах липа иногда растет в подлеске, но чаще входит во второй ярус древостоя, достигая высоты 14—18 м, а иногда и более. В некоторых местах с особенно благоприятными почвенно-грунтовыми условиями после вырубки леса на месте еловых и пихтовых лесов (с липой в древостое или подлеске) формируются вторичные липняки (Хлонов, 1960).

На юге распространение липы ограничивает главным образом сухость местообитаний (низкая относительная влажность воздуха, недостаточное увлажнение почвы). Поэтому липа здесь растет в местах с более увлажненными (но не заболоченными) почвами вблизи озер и крупных болот, где под влиянием последних локальная влажность воздуха повышена, а континентальность климата несколько ослаблена. Избегает она мест с солонцеватыми почвами. Современное прерывистое распространение липы на южной границе ареала обусловлено также лесными пожарами, сильно сократившими ранее занятую ею площадь. Большинство южных местонахождений связано не только с лучше увлажненными, но в то же время с более защищенными от пожаров местами (гривы среди болот, кромки болот и озер). Известную роль в сокращении распространения этого вида на южном пределе сыграло также интенсивное истребление его человеком (главным образом для заготовки лыка, идущего на изготовление мочала, рогож, веревок и т. п.), а также вырубка лесов с последующей раскорчевкой и распашкой земель (в пахотные угодья обычно превращались лесные участки с более плодородными почвами, а на них во многих случаях как раз и встречалась липа).

Перейдем теперь к рассмотрению динамических тенденций западносибирского крыла ареала липы. Отступания северной границы липы в настоящее время не происходит, напротив, наблюдается некоторая активизация вида (свидетельством чего является переход кустарниковой формы в древовидную и обильный подрост липы), что, вероятно, связано с климатическими сдвигами последнего времени в сторону потепления. На южном пределе распространения липа хорошо растет и плодоносит, успешно возобновляется семенным и вегетативным способом, однако распространение ее сокращается под влиянием человека (пожары, рубки, перевод лесных земель в сельскохозяйственные угодия). Возрастающая по мере движения на восток континентальность климата ограничивает расселение липы в этом направлении. На крайнем восточном пределе ареала увеличивается избирательность этого вида к почвенно-грунтовым и микроклиматическим условиям; лишь немногие местообитания оказываются здесь для него пригодными. Достигнутый липой предел на востоке не обусловлен какой-либо непреодолимой преградой; в местах, где растительность мало подвержена воздействию человека, намечается тенденция к очень медленному расселению липы на восток. Однако в современных условиях в связи с усиливающимся воздействием человека эта тенденция в подавляющем большинстве случаев не реализуется; человек не только

приостанавливает естественный процесс расселения липы на восток, но и оборачивает его вспять, вызывая сокращение ареала.

Сопоставление ареала липы с ботанико-географическими рубежами показывает, что этот вид в Западной Сибири распространен преимущественно в таежной подзоне, в полосе южной тайги, где он произрастает в сосновых, пихтово-еловых и производных от них лесах. Лишь немного, в виде серии изолированных местонахождений, ареал липы вклинивается в подзону предлесостепных березовых и сосновых лесов (Припышминские боры, бассейн р. Ницы близ с. Еланского). Однако здесь она избегает суглинистых солонцеватых почв, занятых березовыми колками, а ее местонахождения связаны с сосновыми или производными от них березовыми лесами на песчаных и супесчаных почвах. Самые восточные местонахождения липы мелколистной в Западной Сибири расположены на границе между южной тайгой и подзоной предлесостепных березовых и сосновых лесов.

Местонахождение липы мелколистной в лесостепи на полуостровах озера Медвежьего

Изолированное местонахождение липы мелколистной в районе оз. Медвежьего отделено расстоянием 175—180 км от южной границы ареала этого вида. Оно расположено на юге зоны лесостепи, где основной фон растительности создают луговые степи (большая часть их переведена в пахотные угодья), а среди них разбросаны острова березовых колков. В пределах Западно-Сибирской равнины это самый южный пункт встречаемости лип, принимая во внимание и местонахождение *Tilia sibirica* в верховьях р. Оми (Жаркова, 1929). Произрастание липы мелколистной в районе озера Медвежьего уже отмечалось А. Я. Гордягиным (1901), совершившим сюда кратковременный заезд во время своих маршрутных исследований; его сообщение впоследствии цитировалось в некоторых ботанических работах (Крылов, 1935). Однако эти отрывочные сведения давали очень смутное представление об условиях обитания липы в этом районе и ее позиции в растительных сообществах; они не раскрывали подлинной природы этого своеобразного местонахождения.

На прилегающей к оз. Медвежьему территории (см. карту отложений четвертичной системы Западной Сибири. . ., 1961) преобладают озерно-аллювиальные отложения среднечетвертичного возраста — глины, суглинки, реже пески, накопившиеся в условиях исключительно равнинного рельефа при затрудненном стоке. В период образования этих отложений уровень озер был значительно выше современного, и оз. Медвежье сливалось с другими, расположенными к северу от него озерами. На расстоянии нескольких десятков километров к западу, востоку и югу от озера распространены лёссовидные породы (суглинки, супеси) проблематичного происхождения и возраста, широко распространенные по всей внеледниковой территории Западно-Сибирской равнины. По мнению одних исследователей это осадки эолового происхождения (хотя и не исключена возможность последующего перемыва водой), другие связывают их генезис с аккумулирующей деятельностью рек, блуждавших по равнине. На фоне как лёссовидных, так и озерно-аллювиальных отложений вкраплены дюны, гряды и бугры перевеянных ветром песков.

Оз. Медвежье (рис. 2) находится в юго-восточной части Курганской области, на междуречье Тобол—Ишим, испещренном многочисленными, преимущественно соляными озерами. В совокупности озера занимают здесь большую площадь; на соответствующей широте это самый богатый озерами район Западной Сибири. Наибольшие высоты местности в районе оз. Медвежьего колеблются от 135 до 148 м над ур. м.; само озеро находится на уровне 114 м. Озеро суффозионного происхождения, неглубокое (до 1.5 м) с низкими, большей частью пологими берегами, соляное, рассольного типа. Концентрация солей (по Эпштейну, 1957, и материалам Свердловского научно-исследовательского института физиотерапии и курортологии) колеблется по годам от 122 до 345 г/л; в 1962 г. она была равна 289 г/л. В составе солей преобладает NaCl, в меньшем количестве встречается $MgCl_2$, в еще меньшем $MgSO_4$ и в ничтожном $MgCO_3$ и $Ca(HCO_3)_2$. В плане озеро имеет, примерно, округлую форму (диаметр около 9 км). От северного и юго-восточного берегов отходят два почти смыкающихся друг с другом полуострова, как бы разделяющих озеро на две неравных части; они представляют собой остаток некогда более высокой гряды. Перемычка между полуостровами мелководная, легко переходимая вброд. Каждый полуостров расчленен на три располагающихся цепочкой сегмента, отдаленных друг от друга низкими перемычками, заливаемыми при подъеме уровня воды в озере (особенно весной, после стаивания снега) и обнажающимися, когда уровень понижен. В засушливые периоды лета эти перемычки представляют собой пес-

чаные пляжи, покрытые с поверхности коркой выкристаллизовавшейся соли, однако даже при отсутствии дождей в самых пониженных местах перемычек сохраняются узкие заполненные водой поперечные канальцы, как бы отделяющие сегменты друг от друга; вода в них несколько опреснена. Закрепившихся наименований сегменты не имеют, поэтому для удобства в тексте этой статьи они будут называться по номерам, считая от середины озера (*1*, *2*, *3* — сегменты южного полуострова, *1*^{a}, *2*^{a}, *3*^{a} — сегменты северного полуострова). Наибольшую высоту (до 10—12 м над современным уровнем озера) имеют *1*, *1*^{a} и *2*-й сегменты; высота остальных сегментов достигает 6—8 м. На отдельных участках западного берега 1, 2 и 3-го сегментов можно проследить древнюю террасу озера (бывшее дно его при более высоком уровне воды), возвышающуюся на 1.5 м над современной литоралью (рис. 3). Терраса переходит в обрывистый коренной берег, высотой 3.5—4 м, на периферии которого более или менее ясно выражен (там, где он не стерт эрозией) мощный береговой вал. Терраса, береговой вал и коренной берег поросли осиново-березовым или сосновым лесом (возраст деревьев до 60 лет). Остатки древней террасы свидетельствуют, что в прошлом уровень оз. Медвежьего был на 2—2.5 м выше современного; в то время центральные сегменты полуостровов превращались в острова, а значительная часть территории периферических сегментов была затоплена. Во время штормов разрушению прибоем особенно подвергались западные берега, обращенные в сторону господствующих ветров; вал образовался в результате отложения на берегу выбрасываемых волнами продуктов озерной абразии. После понижения уровня воды в озере, террасы заросли лесом. О недавно происшедшем менее значительном усыхании озера свидетельствуют большие площади песчаных пляжей.[1]

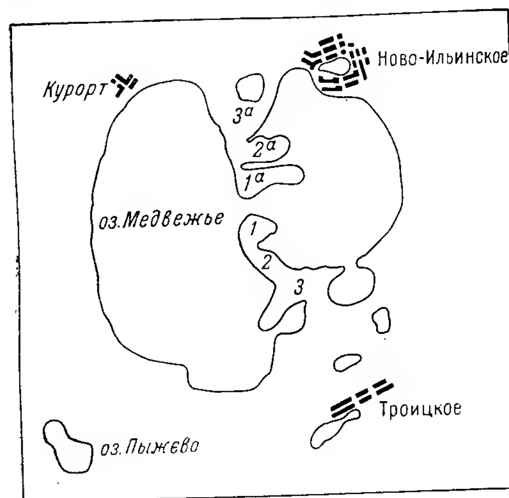


Рис. 2. Озеро Медвежье.

1, *2*, *3*, *1*^{a}, *2*^{a} и *3*^{a} — сегменты южного и северного полуостровов.

Липа встречается лишь на центральных сегментах (*1*, *2*, *1*^{a}, *2*^{a}) как южного, так и северного полуостровов (рис. 4). Роль ее в составе растительных сообществ больше на южном полуострове (1-й и 2-й сегменты), где она выступает в роли доминанта, а также входит в состав березовых лесов и сосняков. В пределах северного полуострова на *1*^{a} сегменте липа произрастает в сосняках и осинниках; на *2*^{a} сегменте имеется лишь не-

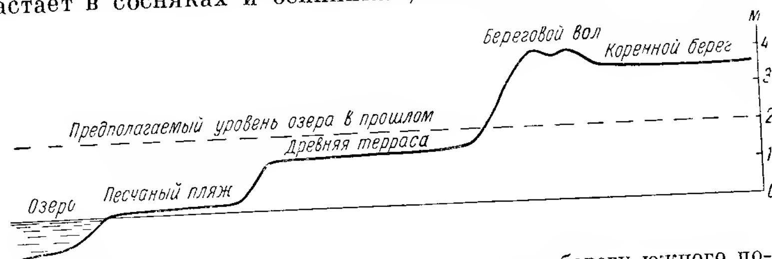


Рис. 3. Остатки древней террасы на западном берегу южного полуострова (3-й сегмент) — свидетельство былого более высокого уровня оз. Медвежьего.

большой участок сосняка с липой. Общая площадь лесов с участием липы равна 90.4 га, в том числе на долю липняков (включая молодняки) приходится 19.9 га, березняков с липой 31.4 га, осинников с липой 17.8 га, и сосняков с липой 21.3 га.

Растительность периферических сегментов полуостровов в большой степени подверглась воздействию человека, и здесь преобладают вторич-

[1] По мнению А. В. Шнитникова (1957), озера Западной Сибири и Северного Казахстана в XIV—XV вв. прошли максимум обводнения и в современную эпоху находятся в стадии длительного, но временного усыхания (продолжительность цикла около 1850 лет); кроме того, наблюдаются внутривековые колебания их уровня (с цикличностью в пределах от 20 до 50 лет).

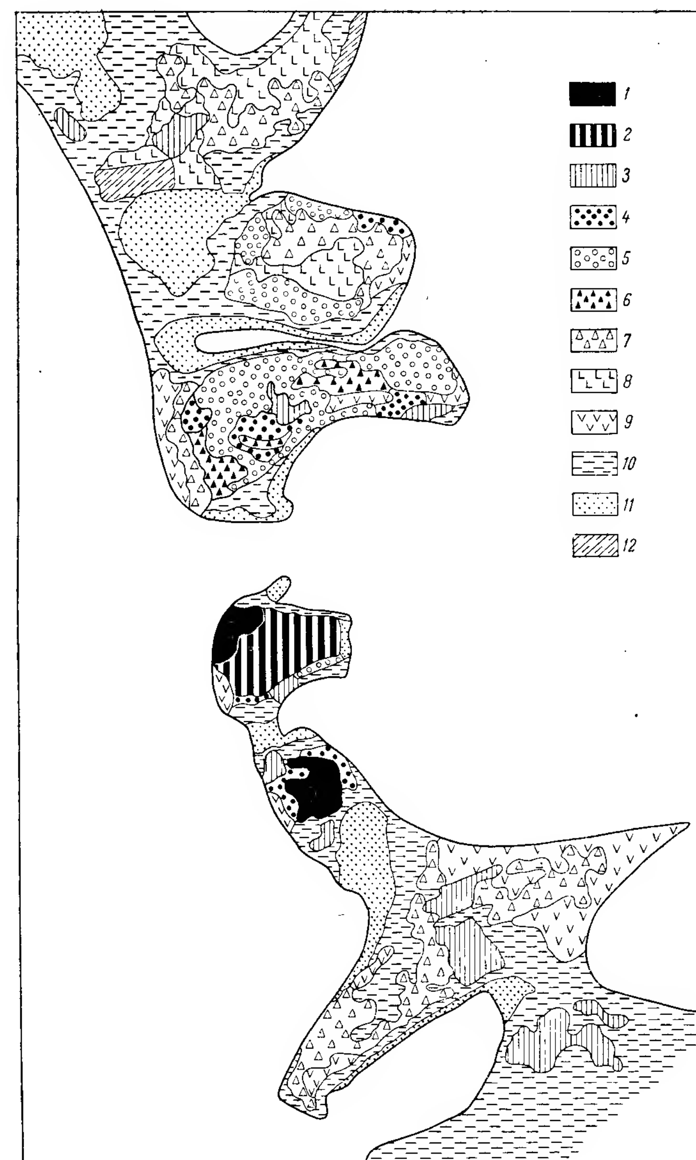
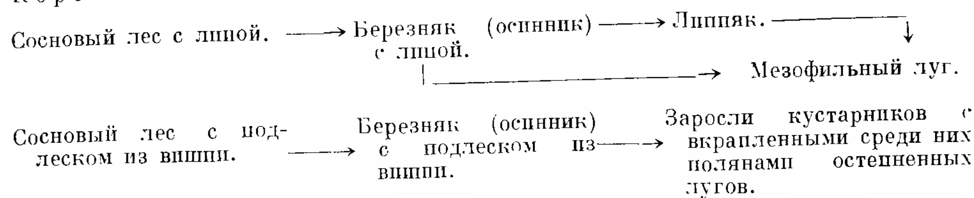


Рис. 4. Карта растительности полуостровов оз. Медвежьего.

1 — липовый лес; *2* — березовый лес с липой; *3* — березовый лес без липы; *4* — сосновый лес с липой, *5* — сосновый лес без липы; *6* — осиновый лес с липой; 7 — осиновый лес без липы; *8* — вырубки; *9* — заросли кустарников в комплексе с участками остепненных лугов; *10* — мезофильные луга; *11* — пашни; *12* — песчаные пляжи, заливаемые при подъеме воды, прибрежная галофитная растительность и засоленные луга.

ные (производные) растительные сообщества. На центральных сегментах распространены коренные растительные сообщества, а также сообщества, относящиеся к разным этапам вторичных сукцессий. Соотношение между лесными коренными сообществами и производными от них вторичными группировками иллюстрирует приводимая ниже схема:



Сосновые леса занимают наибольшую площадь на *1ª* и *2ª* сегментах; участки их сохранились также на *1*-м и *2*-м сегментах. Представлены они двумя коренными ассоциациями.

Сосновый лес с липой занимает ровные местоположения или слегка покатые склоны. Почва легкосуглинистая светлосерая слабо оподзоленная, хорошо увлажненная. Древостой из сосны с примесью березы бородавчатой, осины и липы. Липа растет разновозрастными многоствольными куртинами, представленными экземплярами вегетативного, а иногда и семенного происхождения до 5—6 м высотой. Отдельные экземпляры липы внедряются во второй ярус древостоя, достигая в прогалинах высоты 8—10 (12) м. На участках с более сомкнутым пологом липа растет лишь в виде высокого кустарника. Состав древостоя 10 С, ед. Б, О, Ли. Средний диаметр сосны 28 см, ср. высоты 17 м, ср. возраст 70 лет, бонитет III. Довольно густой подлесок (покрытие 60%) образуют: cop.$_2$ — *Padus racemosa*, cop.$_1$ — *Crataegus sanguinea*, *Cotoneaster melanocarpa*, sp. — *Rubus idaeus*, sol. — *Cerasus fruticosa*, *Rosa acicularis* и *Lonicera xylosteum*. Травяной покров средней густоты (покрытие 50%) состоит из следующих видов: cop.$_2$ — *Brachypodium pinnatum*, cop.$_1$ — *Polygonatum officinale*, sp. — *Phlomis tuberosa*, *Solidago virga-aurea*, *Thalictrum minus*, *Rabus saxatilis*, sol. — *Galium boreale*, *Fragaria viridis*, *Vicia sepium*, *Pulmonaria mollissima*, *Viola rupestris*, *Asparagus officinalis* и *Ranunculus polyanthemos*. Моховой покров, одевающий 10% поверхности почвы, состоит из: cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi*, sol. — *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* и *Drepanocladus uncinatus*.

Под влиянием рубок эта ассоциация в ряде мест сменилась вторичными смешанными осиново-березовыми (или березово-осиновыми) лесами с липой. Липа в таких светлых лесах всегда входит в древесный ярус, примесь ее составляет обычно 0.1—0.3 от общей древесной массы. Имеется также небольшая примесь сосны. Подлесок образуют: cop.$_1$ — *Cotoneaster melanocarpa*, *Cerasus fruticosa*, sp. — *Padus racemosa*, *Lonicera tatarica* и *Salix cinerea*. В отличие от коренной ассоциации травяной покров здесь развит более мощно, в нем преобладают: cop.$_2$ — *Pteridium aquilinum*, cop.$_1$ — *Poa pratensis*, *Thalictrum minus*, sp. — *Phlomis tuberosa*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Heracleum sibiricum*, *Pleurospermum uralense*, *Fragaria viridis*, sol. — *Castillea pallida*, *Silene nutans*, *Lathyrus pratensis*, *Asparagus officinalis*, *Tanacetum vulgare*, *Filipendula hexapetala*, *Inula salicina*, *Serratula coronata*, *Erigeron acer*, *Lithospermum officinale*, *Silaus besseri*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Polygonatum officinale* и *Crepis tectorum*. Моховой покров практически отсутствует. Под пологом обычно имеется хорошее возобновление липы.

Повторяющиеся в таких лесах в течение длительного времени как сплошнолесосечные, так и выборочные рубки содействуют усилению роли липы, интенсивно возобновляющейся вегетативным путем, в составе древостоев; создаваемое липовым подростом и молодняком затенение препятствует возобновлению более светолюбивых березы, осины и сосны. Это приводит к формированию вторичных липняков. В качестве примера приведем описание типичного участка липняка, сделанное в северо-западной части I-го сегмента. Занимает липняк повышенное местоположение, на высоте 5—7 м над современным уровнем озера. Почва темносерая слабооподзоленная, легкосуглинистая, поверхность ее одета мертвым покровом из опавших листьев липы. Древостой почти чистый, состав 10 Лп, ед. С, Б, О. Сомкнутость крон 0.9. Средний диаметр липы 12 см, ср. высота 10.5 м, ср. возраст 48 лет; самые толстые экземпляры липы в возрасте 60 лет достигают высоты 11.5 м при диаметре 23 см. Сосна представлена старыми толстыми экземплярами (высота 16 м, диаметр 36 см, возраст 80 лет), в то время как осина и береза бородавчатая по высоте и диаметру близки к липе, хотя и несколько моложе ее. Липа в значительной части вегетативного происхождения. Встречаются полусгнившие пни старых толстых берез. Подлесок, характеризующийся проективным покрытием 25%, состоит из следующих видов: cop.$_1$ — *Viburnum opulus*, sp. — *Padus racemosa*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpa*, sol. — *Crataegus sanguinea*, *Lonicera xylosteum* и *Rhamnus cathartica*. Травяной покров редкий (покрытие 30%), более развит в прогалинах, а в местах с густо сомкнутым пологом, особенно в куртинах молодняка, совсем

отсутствует. Этот ярус слагают такие виды: cop.$_2$ — *Polygonatum officinale*, sp. — *Rubus saxatilis*, *Solidago rirga-aurea*, *Vicia cracca*, sol. — *Pteridium aquilinum*, *Pulmonaria mollissima*, *Vicia sepium*, *Brachypodium pinnatum*, *Ramischia secunda*, *Thalictrum minus*, *Galium boreale* и *Carex cuprina*. Ярус напочвенных мхов отсутствует.

Наряду с липняками в возрасте 40—50 лет, на полуостровах оз. Медвежьего, особенно на 2-м сегменте, имеются молодняки, возникшие на месте сравнительно недавних вырубок, где липа преобладает в древостое или образует более или менее значительную примесь к осине.

В условиях более интенсивного воздействия человека (многократная вырубка деревьев, расчистка от кустарников, уничтожение подроста в результате вытаптывания, сенокошения и выпаса скота), на месте осиново-березовых лесов с липой и липняков формируются мезофильные луга. Травостой их слагают: cop.$_2$ — *Poa pratensis*, cop.$_1$ — *Achillea millefolium*, *Lathyrus pratensis*, *Calamagrostis epigeios*, sp. — *Phlomis tuberosa*, *Veronica longifolia*, *Asparagus officinalis*, *Melandrium album*, *Medicago falcata*, *Lathyrus tuberosus*, *Allium lineare* и др.

Другой коренной ассоциацией является сосняк с подлеском из степной вишни. Он располагается на более сухих местах — пологих и покатых склонах, чаще экспонированных на юг, с более сухими легкосуглинистыми светлосерыми слабооподзоленными почвами. Древостой из сосны с небольшой примесью березы бородавчатой. Средний диаметр сосны 32 см, средняя высота 16 м, возраст 85 лет, бонитет IV. Густой подлесок (проективное покрытие 60%) образуют: cop.$_2$ — *Cerasus fruticosa*, cop.$_1$ — *Cotoneaster melanocarpa*, sp. — *Padus racemosa*, *Rosa acicularis*, *Crataegus sanguinea*, sol. — *Rhamnus cathartica*, *Rubus idaeus* и *Spiraea crenata*. Для травяного покрова (покрытие 50%) характерны: cop.$_1$ — *Brachypodium pinnatum*, cop.$_1$ — *Polygonatum officinale*, sp. — *Phlomis tuberosa*, *Solidago virga-aurea*, *Rubus saxatilis*, sol. — *Lathyrus pisiformis*, *L. tuberosus*, *Artemisia sericea*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Lilium martagon*, *Heracleum sibiricum*, *Campanula longifolia*, *Filipendula hexapetala*, *Silene nutans*, *Fragaria viridis*. Моховой покров, одевающий 20% поверхности почвы, слагают: cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi* и sp. — *Dicranum undulatum*.

В результате рубок на месте таких лесов формируются вторичные березняки (или осинники) без липы; они особенно характерны для периферических сегментов полуостровов. Преобладает низкорослый молодняк порослевого происхождения, нарушенный многократными рубками и выпасом скота; стволы искривленные, многие экземпляры приняли кустовидную форму. Густой подлесок из *Spiraea crenata*, *Cerasus fruticosa* и других кустарников. Травяной покров мощно развит, примерно такого же состава, как в березняках и осинниках с липой, но содержит большую примесь степных видов (*Artemisia sericea*, *A. pontica*, *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala* и др.).

Усиливающееся хозяйственное воздействие (рубка, выпас скота) приводит к смене таких лесов густыми (покрытие 80%) зарослями кустарников: cop.$_2$ — *Cerasus fruticosa*, cop.$_1$ — *Spiraea crenata*, *Cotoneaster melanocarpa*, sp. — *Rosa acicularis*, *R. canina*, sol. — *Rhamnus cathartica*, *Crataegus sanguinea* и *Lonicera tatarica*. Среди них вкраплены участки остепненных лугов, где основу травостоя составляют: cop.$_2$ — *Phlomis tuberosa*, cop.$_1$ — *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala*, sp. — *Valeriana officinalis*, *Lathyris pisiformis*, *Stipa joannis*, *Artemisia pontica*, *A. latifolia*, *Potentilla argentea*, *Thymus marschallianus* и *Festuca sulcata*.

Близ воды, в местах, иногда захлестываемых волнами или орошаемых брызгами соленой воды при высоком уровне озера или во время шторма, развиты коренные сообщества прибрежных галофитов. Ближе к кромке воды образуется заросль *Salicornia herbacea*, в некотором удалении от нее растут *Atriplex verrucifera*, *Glaux maritima*, затем *Frankenia hirsuta*, *Limonium caspicum* и *Plantago cornuti*. В низких местах побережья (недавно обнажившееся в результате усыхания дна озера) к ним примыкают участки засоленных лугов. Флора этих молодых сообществ формируется за счет группировок прибрежных галофитов и остепненных лугов. Для травостоя наиболее характерны: *Limonium gmelini*, *L. caspicum*, *Plantago cornuti*, *Senecio jacobea*, *Sueda prostrata*, *Eryngium planum*, *Juncus gerardi*, *Atropis hauptiana* и *Calamagrostis epigeios*.

Приведенные выше данные показывают, что самыми своеобразными растительными сообществами на полуостровах оз. Медвежьего являются сосняки с липой, производные от них березняки и осинники с липой, а также вторичные липняки. По богатству видов деревьев и кустарников, присутствию липы, сосны, калины, смородины щетинистой, сопутствующих им некоторых бореальных травянистых растений, растительность этих полуостровов резко контрастирует с растительностью окружающих пространств, где липа совсем отсутствует, сосна встречается крайне редко, а в составе лесов безраздельно господствуют осина, береза бородавчатая *B. verrucosa* и береза пушистая *B. pubescens*. Присутствие островка бореальной растительности среди окружающих остепненных пространств, видимо, оказывает определенное влияние и на фауну. Гордягин (1901), ссылаясь на сведения, полученные от местных жителей, указывает, что на полуостровах озера в середине прошлого столетия водились медведи; поэтому, вероятно, озеро и получило свое название.

На полуостровах оз. Медвежьего липа успешно возобновляется как вегетативным, так и семенным способом. Вегетативное ее возобновление наблюдается большей частью под пологом леса, в затененных местах, а семенное — в осветленных участках на прогалинах и опушках. В 1962 г. здесь наблюдалось обильное цветение и плодоношение липы.

Липа растет здесь в виде кустарника или невысокого дерева (до 5—6 м) под пологом сосны, а в осветленных участках сосняков, в березняках, осинниках и липняках достигает высоты 10—12 м.

Судя по характеру коренных сообществ и направленности вторичных сукцессий, до вмешательства человека липа на полуостровах оз. Медвежьего встречалась только как примесь в сосновых лесах. Березовых и осиновых лесов с липой, а также чистых липняков тогда здесь не существовало. Гордягин, посетивший 68 лет тому назад 2-й сегмент южного полуострова, наблюдал здесь липу лишь как примесь к сосне в виде экземпляров высотой 5—6 м; теперь здесь на месте вырубленных сосновых лесов сформировались липовые молодняки.

В современных условиях липа в районе оз. Медвежьего успешно возобновляется. Ее подрост и экземпляры, внедрившиеся в древостой, затеняют почву, препятствуя возобновлению других, более светолюбивых древесных растений. После удаления деревьев рубкой роль липы в древостоях неуклонно возрастает за счет подроста. Так формируются сначала березовые (или осиновые) леса с липой, а затем и липняки.

Однако воздействие человека способствует усилению позиции липы в составе ранее упомянутых растительных сообществ только на определенных этапах вторичных сукцессий и в известных пределах. Когда это воздействие становится более интенсивным (часто повторяющиеся рубки, вытаптывание, пастьба скота, сенокошение и т. п.), роль факторов, благоприятствующих произрастанию здесь липы, сводится к минимуму и липа исчезает, как она, вероятно, исчезла в последнее время на периферических сегментах полуостровов оз. Медвежьего.

Особенности местообитаний липы в районе оз. Медвежьего и факторы, благоприятствующие ее произрастанию

В условиях сравнительно сухого и континентального климата лесостепи Тобол-Ишимского междуречья липа успешно произрастает на полуостровах оз. Медвежьего, а в прошлом, вероятно, смогла пережить здесь более засушливые периоды благодаря уникальной, нигде, кажется, более в Западной Сибири в такой форме не повторяющейся комбинации факторов среды.

1. Расчлененные на сегменты полуострова в центральной части довольно крупного озера находятся в условиях повышенной влажности воздуха; даже в засушливые периоды лета относительная влажность воздуха здесь более высока по сравнению с окружающими участками суши.

2. В связи с повышенной влажностью воздуха континентальность климата здесь несколько смягчена; это своеобразный островок более мягкого («атлантического») климата в условиях Сибири.

3. Центральные сегменты полуостровов достаточно высоки; они не затоплялись полностью даже при самых высоких уровнях воды в озере.

4. В коренном для полуостровов типе растительных сообществ — сосновых лесах с липой — под пологом сосны создается более благоприятный для липы микроклиматический режим (несколько повышенная влажность воздуха, затенение, менее резкие колебания температуры, ослабление ветра), поэтому здесь липа менее страдает от засухи. Липа могла пережить здесь сухие периоды в виде вегетативно возобновляющегося кустарника, но принимала форму дерева, цвела и плодоносила в более влажные периоды.

5. Сегменты полуостровов отделены друг от друга и окружающей территории достаточно широкими водными (а в сухие периоды — песчаными) перемычками. Это обусловило хорошую защиту центральных сегментов от огня; пожары, охватывавшие растительность прилегающих территорий, их не затрагивали.

6. Полуострова не были населены; растительность их лишь в последние 50—100 лет подверглась воздействию человека; причем хозяйственным воздействием были затронуты преимущественно периферические сегменты полуостровов, в то время как на центральных сегментах местами сохранились коренные растительные сообщества.

Если относительная изолированность полуостровов содействовала сохранению на них липы, то она же, вероятно, препятствовала распространению этого вида в периоды, когда климатические условия для него становились более благоприятными.

Реликтовая природа местонахождения липы мелколистной в районе оз. Медвежьего и история расселения этого вида в Западной Сибири

Как могла возникнуть дизъюнкция между описанным в этой статье местонахождением липы мелколистной близ южной границы лесостепи и основным ее ареалом, расположенным преимущественно в подзоне южной тайги? Следствие ли это прерывистого расселения вида в ходе современного завоевания им жизненного пространства или результат редукции некогда более обширного сплошного ареала? В местных условиях вероятность случайного заноса плодов липы на расстояние 175—180 км к югу практически исключена. Реки Тобол, Вагай и Ишим текут в северном направлении, поэтому занос сюда плодов липы речными водами с севера невозможен. Плоды липы достаточно крупны и тяжелы, чтобы исключить вероятность заноса их на столь значительное расстояние животными или ветром; к тому же здесь господствуют ветры западного и юго-западного направления. Липа, как известно, не является антропохором. Еще в конце прошлого столетия (Гордягин, 1901) в этом районе липа занимала прочную позицию в естественных растительных сообществах; преднамеренная ее интродукция сюда человеком несколько столетий тому назад невероятна. Поэтому можно предполагать, что эта дизъюнкция возникла в результате раздробления прежнего более крупного ареала. Однако следует иметь в виду, что в современных условиях территория между южной границей ареала и оз. Медвежьим «непроходима» для липы, так как здесь преобладают открытые безлесные пространства, а разбросанные среди них березовые, реже осиновые, колки связаны с солонцеватыми почвами, непригодными для произрастания этого вида. В промежуточных пунктах липа совершенно отсутствует; рассматриваемое местонахождение — единственное во всей Курганской области. В настоящее время продвижение липы на юг в лесостепи ограничивают два фактора: сухость климата (малое количество осадков, низкая относительная влажность воздуха) и солонцеватость тех типов почв, которые теперь заняты лесами. Но в прошлом условия для расселения липы на этой же территории были более благоприятны. В условиях большей, чем теперь лесистости, когда климат был более влажным, а почвы в связи с этим менее засоленными, липа могла продвинуться на юг до широты оз. Медвежьего по дренированным местоположениям с менее засоленными почвами. Наиболее благоприятные предпосылки для проникновения липы в район оз. Медвежьего сложились в доледниковое время, в плиоцене, когда на этой территории климат был теплее, влажнее и мягче современного, лесная зона простиралась далее на юг, и здесь были распространены широколиственные леса, богатые по составу образующих их видов. Произрастание *Tilia* на территории Западной Сибири в третичном периоде [1] подтверждается прямыми палеоботаническими данными — находками ее пыльцы в эоценовых и олигоценовых отложениях (Казаринов, 1958), отпечатков листьев и прицветников в миоценовых (Горбунов, 1954) и древесины — в плиоценовых (Ларищев,

[1] Пыльца *Tilia* прослеживается в отложениях Западной Сибири, начиная с позднего мела (Иванова и др., 1957).

1954). В плейстоцене граница максимального оледенения на территории Западной Сибири между Уральским хребтом и р. Иртышом проходила примерно по 60° с. ш. (Карта отложений четвертичной системы Западной Сибири. . ., 1961). Район оз. Медвежьего находился далеко за пределами максимального оледенения, но климат в это время стал более суровым и континентальным. В днепровско-валдайскую межледниковую эпоху плейстоцена с ее более мягким и теплым климатом древесные растения широколиственного комплекса в ряде мест активизировались, возросла их роль в составе некоторых типов растительных сообществ. И, наконец, в среднем голоцене (Нейштадт, 1957) неморальный комплекс активизировался вновь. Однако, судя по данным пыльцевого анализа, эта активизация происходила в соответствующих зональных рамках и не сопровождалась значительным смещением зон.

М. И. Нейштадт (1957) полагает, что в плейстоцене широколиственные древесные растения полностью вымерли на всей территории Западно-Сибирской равнины; липа же проникла сюда вновь в среднем голоцене, перевалив через Урал где-то в бассейне р. Чусовой. Однако вывод о полном вымирании широколиственных древесных растений не согласуется с новейшими ботанико-географическими данными. Опираясь на эти данные, можно заключить, что в плейстоцене действительно произошло вымирание древесных растений, но некоторые менее требовательные к теплу элементы неморального комплекса смогли сохраниться в ряде пунктов с благоприятными для них условиями среды. Нами уже сообщалось (Горчаковский, 1962) об изолированном фрагменте ареала *Ulmus laevis* Pall. в приуральской части Западно-Сибирской равнины, где этот вид сохранился с доледникового времени. С этими данными хорошо согласуются материалы изучения липы в районе оз. Медвежьего. Вероятно, здесь, а также в других местах не подвергавшейся оледенению части Западно-Сибирской равнины, липа смогла пережить ледниковые эпохи. Впоследствии, когда климатические условия стали для нее более благоприятными, она стала в Западной Сибири расселяться из островных местонахождений преимущественно на запад, север и восток, и в этом районе сформировался самостоятельный участок ее ареала. Еще позже этот участок ареала сомкнулся с основным ареалом в результате встречного расселения этого вида — с Урала на восток и из Западной Сибири на запад. Периоду максимального распространения липы и вяза соответствуют находки пыльцы этих растений в торфяниках южной части Западной Сибири и Северного Казахстана (Благовещенский, 1940; Лавров, 1945, 1948; Нейштадт, 1957).

В сухую стадию среднего голоцена в связи с подсыханием торфяников и повышением солоноводности ряда озер (Благовещенский, 1940, 1943) распространение липы на территории лесостепи Западной Сибири значительно сократилось как в результате увеличения сухости климата, так и в связи с сопровождавшим этот процесс возрастанием засоленности почвы, и она вымерла во многих местообитаниях. Вымирание липы в лесостепи Западной Сибири происходило несравненно интенсивнее, чем в соответствующих зональных рамках европейской части СССР, так как в условиях континентального климата Сибири недостаточное увлажнение сочетается с более резкими колебаниями влажности, а сравнительно влаголюбивая липа, как известно, длительной засухи не переносит.

Очаги сохранения доледниковой неморальной флоры на территории Западно-Сибирской равнины были более обеднены по сравнению с рефугиумами горных и предгорных районов. Здесь смогли сохраниться лишь два древесных растения этого комплекса — вяз гладкий и липа мелколистная. На крайнем восточном пределе распространения возрастает избирательность этих растений к условиям среды и резче выступает их экологическая дифференциация: вяз произрастает лишь в речных долинах (Горчаковский, 1962), а липа (в ненарушенных хозяйственным воздействием сообществах) — под пологом лесов, преимущественно сосновых. В силу большей продолжительности жизни и хорошо выраженной способности к вегетативному возобновлению упомянутые древесные растения имели больше шансов на выживание в отдельные годы (или более длительные периоды с особенно неблагоприятным климатическим режимом) по сравнению с травянистыми компонентами неморального комплекса. Явных спутников широколиственных древесных растений в травяном покрове реликтовых растительных сообществ с участками вяза и липы в Западной Сибири нам находить не удавалось, но в области западно-сибирского крыла их ареалов встречаются такие виды, как *Dryopteris filix-mas* и *Asarum europaeum*, датировка вхождения которых в состав местной флоры еще нуждается в уточнении. Гибель травянистых спутников неморальных древесных растений, помимо указанных выше причин, в реликтовых липняках, вероятно, была связана также с малой площадью занимаемых ими стаций, а в вязовниках — с затоплением речных долин в период весеннего половодья.

Подводя итоги сказанному, следует подчеркнуть, что растительные сообщества с участием липы мелколистной в районе оз. Медвежьего представляют собой предельно обедненный остаток доледникового широколиственно-лесного флороценогенетического комплекса, подвергшегося разрушению в ледниковые эпохи плейстоцена и еще больше сократившего свое распространение в сухую стадию конца среднего голоцена. По-видимому, липа пережила ледниковые эпохи на территории Западной Сибири также в ряде других, расположенных севернее местонахождений. В среднем голоцене, когда климат был теплым и влажным, липа стала интенсивно расселяться; в результате этого образовалась самостоятельная западносибирская часть ее ареала, впоследствии сомкнувшаяся с основным ареалом благодаря встречному расселению, но реликтовое местонахождение липы в лесостепи до наших дней осталось изолированным.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский Г. А. (1940). Об ископаемых и современных торфяниках Среднего Зауралья. Сов. бот., 3. — Благовещенский Г. А. (1943). История лесов восточного склона Среднего Урала. Сов. бот., 6. — Горбунов М. П. (1951). Миоценовые растения с реки Тым в Западной Сибири. Автореф. диссерт., Томск. — Гордягин А. Я. (1901). Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 35, 4. — Горчаковский П. Л. (1962). Границы распространения вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) на Урале и реликтовый фрагмент его ареала в Западной Сибири. Пробл. бот., 6. — Жаркова А. М. (1929). Липа в верховьях реки Оми. Изв. Зап.-Сиб. отд. Русск. географ. общ., 6. — Заклинская Е. Д. (1960). Международн. геологич. конгресс. Докл. сов. геологов, пробл., 5. — Иванова Е. А. и др. (1957). Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Западно-Сибирской низменности. — Казаринов В. П. (1958). Мезозойские и кайнозойские отложения Западной Сибири. — Карта отложений четвертичной системы Западной Сибири и сопредельных территорий. (1961). М. 1 : 2 500 000 (объяснит. записка). — Крылов П. Н. (1935). Флора Западной Сибири, 8. — Ларищев А. А. (1954). Остатки ископаемой древесины и вопросы стратиграфии. Тр. Томск. унив., 132, сер. геолог. — Лавров В. В. (1945). О составе ископаемой пыльцы одного торфяника в северной части Тургайского залива. Вестн. Казахск. ФАН СССР, 1 (4). — Лавров В. В. (1948). Четвертичная история и морфология Северо-Тургайской равнины. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Пешников В. П. (1910). Липа и тополь на Крайнем Севере. Зап. Уральск. общ. любителей естествозн., 31. — Словцов И. Я. (1891). Распространение древесных пород и кустарников в Западной Сибири. Зап. Зап.-Сиб. отд. Русск. географ. общ., 12. — Хлонов Ю. П. (1960). Характеристика типов лесов с участием липы сердцевидной. Тр. по лесн. хоз. Зап. Сибири, 5. — Хлонов Ю. П. (1962). Липа в Западной Сибири (распространение, лесоводственные свойства, типы лесов, искусственные посадки). Автореф. диссерт., Новосибирск. — Шнитников А. В. (1957). Озера Западной Сибири и Северного Казахстана и многовековая изменчивость увлажнения степей. Тр. Лабор. озеровед. АН СССР. — Эпштейн В. В. (1957). Геохимия минеральных озер Западносибирской низменности: Медвежье, Ульджай, Эбейты и Карачи. Тр. Томск. унив., 145, сер. химич. — Юдин Ю. П. (1938). Распространение и характер произрастания липы в бассейне р. Конды. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 4.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

THE RELICT LOCALITY OF TILIA CORDATA MILL. IN THE FOREST-STEPPE IN THE AREA BETWEEN THE RIVERS TOBOL AND ISHIM AND THE GENESIS OF THE SIBERIAN WING OF ITS DISTRIBUTION AREA

By P. L. Gorchakovsky

SUMMARY

The limits of distribution of *Tilia cordata* in Western Siberia are characterized (fig. 1) and their determining factors are revealed. An isolated locality of the lime on the peninsulas of the lake Medvezhiye (fig. 2) is described, where this species has survived owing to the moistening and moderating influence of the lake on the local microclimate. Except the primary pine associations with the admixture of the lime, some secondary aspen-birch woods and pure lime forests are found on these peninsulas (fig. 4). Plant communities with the participation of the lime in the vicinity to the lake Medvezhiye are an extremely depauperated relict of the pre-glacial broad-leaved forest florocoenogenetic complex that was destroyed during the Glacial Epoch of the Pleistocene and the distribution of which was reduced still more during the arid stage of the Holocene.

УДК 581.9 : 911 : (235.211)

В. К. Луканенкова

ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ ПАМИР КАК БОТАНИЧЕСКИЙ РЕФУГИУМ

С 6 рисунками

(Получено 2 IV 1962)

У исследователей, ознакомившихся с юго-восточной окраиной Памирского нагорья, сложилось представление о сравнительном богатстве и разнообразии ее растительности (Райкова, 1936; Иконников, 1960; Сидоров, 1960, и др.). Растительный покров этого интересного района, ранее обследованный лишь отчасти, летом 1961 г. был подвергнут крупномасштабному геоботаническому картированию, что позволило выявить некоторые характерные его особенности.

На крайнем юго-востоке Памира [1] находится верхняя часть бассейна р. Аксу, огражденного от Кашгарии и Куньлуня Сарыкольским хребтом. Последний поворачивает здесь на запад навстречу параллельно подступающим цепям Южно-Аличурского и Ваханского хребтов и отрогам Гиндукуша.

Долина Аксу в верховьях представляет собой широкий трог, выработанный в эпоху максимальной фазы древнего оледенения. Боковые составляющие ее долины, разделенные преимущественно резко очерченными скальными массивами или невысокими округлыми горами, также имеют троговый характер. У устья крупнейших притоков расположены холмисто-моренные поверхности — чукуры, которые по правобережью основного потока сливаются в сплошное поле, протянувшееся на десятки километров.

Резко континентальный, крайне аридный климат Памира очень суров, однако юго-восточная часть его несколько отличается в этом отношении от других территорий. По нашим наблюдениям 1961 года, средняя температура самого теплого месяца в месте слияния Аксу с Ничкесаем около 15°, тогда как на сходных гипсометрических уровнях в районе Мургаба она равна 13.6°, близ озера Каракуль 8.6° (Агроклиматический справочник по Таджикской ССР, 1959). Если в Каракульской озерной котловине в среднем за год выпадает 63 мм осадков и в Мургабе 73 мм (Агроклиматический справочник по Таджикской ССР, 1959), то в верховьях Аксу количество их ориентировочно оценивается в 130 мм в субальпийской и 350 мм в альпийской высокогорных ступенях (Луканенкова и Сидоров, 1961б).

По мнению климатологов (Назарова, 1955), отголоски индийского муссона, воздействуя на верхние слои атмосферы, обусловливают на Памире летний максимум осадков. Юго-восточная оконечность его наиболее подвержена влиянию этих воздушных течений, прорывающихся сюда с юга через перевал Барогиль в системе Гиндукуша.

В отличие от обширных бесснежных зимой пространств нагорья в долинах почти всех верхних притоков Аксу наблюдается устойчивый снеговой покров. Наличие его связано с тем, что верховья Аксу являются своеобразной «ловушкой» для воздушных масс, продвигающихся между

[1] Мы придерживаемся представления о Памире как нагорье и самостоятельной области Центральной Азии и вслед за многими авторами считаем невозможным объединять его с Бадахшаном («Западным Памиром»), являющимся частью Передней Азии (Северцов, 1879; Грум-Гржимайло, 1887; Наливкин, 1932; Мурзаев, 1958).

широтно направленными хребтами по долинам Пянджа и Вахандарьи с запада (Сидоров, 1959б). В этом плане описываемый район подобен так называемой полосе Больших снегопадов (Райкова, 1936), расположенной в переходной между Памиром и Бадахшаном зоне, у восточных пределов последнего (Луканенкова и Сидоров, 1961а, 1961б).

Указанные климатические особенности определяют относительное богатство растительного покрова юго-восточной окраины Памира. Наиболее распространенная в субальпийской ступени всего нагорья фоновая формация *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M. s. l. здесь отличается богатством фитоценозов и большим числом участвующих в них растений. Описано 27 ассоциаций терескена с различными по своей экологии видами: от полупустынных (*Artemisia rhodantha* Rupr.) до степных (*Festuca sulcata* Hook. s. l., *Poa litwinowiana* Ovcz., *Allium tianschanicum* Rupr.) и луговых (*Leymus dasystachys* [Trin.] Pilger.).[1]

Обращает на себя внимание и значительное развитие в растительном покрове степных группировок с преобладанием *Festuca sulcata* s. l.; *Allium polyphyllum* Kar. et Kir., *A. tianschanicum*, *Oxytropis chiliophylla* Royle., *Ptilagrostis subsessiliflora* (Rupr.) Roshev., *Stipa orientalis* Trin.

Крупнейший на Памире луговой массив Акташ (более 5000 га) расположен в пойме верхней Аксу. Альпийская растительность района также выделяется особенно широким распространением криофильных лугов (Сидоров, 1959в). Последние, занимая в некоторых долинах до 50—60% площадей, комплексируются с ассоциациями подушковидных растений, эдификаторами в которых чаще всего являются *Potentilla pamiroalaica* Juz., *P. pamirica* Th. Wolf. и *Oxytropis immersa* (Baker.) Bge. ex O. Fedtsch.

Обычные для альпийской ступени Памирского нагорья бедные разреженные группировки с преобладанием подушковидных растений — *Acantholimon diapensioides* Boiss. *Ajania tibetica* (Hook, f. et Toms.) Tzwel. — встречаются здесь фрагментарно лишь в самых засушливых местах — например, по южным склонам долины Кызылрабат, находящейся благодаря особенностям орографии и горно-долинной циркуляции в «дождевой тени».

Более мягкая природная обстановка юго-восточного Памира обусловливает и некоторые другие специфические черты его растительности, выражающиеся, в частности, в распространении здесь не характерных в настоящее время для всего нагорья некоторых видов и растительных группировок.

Интереснейшей особенностью района является широкое распространение типчаковых (*Festuca sulcata* s. l.) степей, нигде более так широко на Памире не представленных.[2] Фитоценозы с преобладанием типчака отмечены по правобережью Аксу, на склонах северной и северо-западной ориентации, а также в долинах ее правых притоков (Кашкасу, Тегерменсу, Никчесай, Беик, Хан-Юлы, Каракуль, Кочусу) на абсолютных высотах от 4100 до 4350 м, образуя небольшой, местами разорванный пояс. Фрагментарно они встречаются по северным склонам долин Пор и Колчак в массиве Аюджолу. Везде в местах произрастания типчаковых степей зимой лежит снег, защищающий их обитателей от вымерзания и доставляющий весной обильную влагу (рис. 1).

Как известно, высокогорные типчаковые степи встречаются в Бадахшане, широко распространены в Гиссаро-Дарвазе, Алае и Тянь-Шане, но на значительно меньших гипсометрических уровнях. В долинах Бадахшана и Гиссаро-Дарвазе они обычны в субальпийском поясе выше 2800—3000 м (Овчинников, 1936; Овчинников и Афанасьев, 1936), на склонах Зеравшанского, Туркестанского и западной части Заалайского хребтов —

[1] Укажем для сравнения, что в типично памирских условиях в бассейне озер Рангкуль и Шоркуль зафиксировано только 13 ассоциаций формации *Eurotia ceratoides* с участием в них 30 видов растений.

[2] Небольшие пятна сходных группировок с преобладанием *Festuca sulcata* s. l. отмечались лишь в зоне контакта Памира с Бадахшаном (например, в Джаушангозе и Беляндкиике) и с Алаем (под перевалом Кызыларт).

на высотах от 2800 до 3500 м (Гончаров, 1937). В Тянь-Шане их пояс простирается от абсолютных высот 2300—2500 м и несколько выше (Рубцов, 1954), в Алайском хребте с 3300 м (Станюкович и др., 1956). По сведениям А. А. Юнатова (1961), типчаковые степи встречаются на северных склонах западной части Куньлуня. Нижняя граница их лежит на уровнях 3200—3300, 3400—3500 м.

В составе типчаковых фитоценозов юго-восточного Памира отмечались виды, обычные для субальпийских степей близлежащих горных областей: *Pulsatilla campanella* Fisch. ex Kryl., *Artemisia leucotricha* Krasch., *Poa relaxa* Ovcz., *Geranium saxatile* Kar. et Kir., *Potentilla nervosa* Juz. и др. В то же время они имеют свою памирскую специфику, так как благодаря



Рис. 1. Типчаковая степь у ее верхнего предела (абс. высота 4350 м) в долине р. Каракуль.

большой «приподнятости» вторгаются в царство альпийской подушковидной растительности. Поэтому типичные представители последней (*Oxytropis immersa*, *Potentilla pamiroalaica*, *P. pamirica*, *Smelovskia calycina* [Steph.] C. A. M. и др.) обычно являются содоминантами в типчаковых группировках у верхних пределов их распространения.

Наряду с этим описываемые типчаковые степи совершенно изолированы от подобных себе группировок. Ближайшие из них небольшими пятнами встречаются лишь за 300—400 км у природных рубежей Памира с Бадахшаном и Алаем, а также на северных склонах западного Куньлуня (Юнатов, 1961). Возможно, в прошлом при меньших абсолютных высотах Памирского нагорья и более мягких климатических условиях (быть может, близких к современным в субальпийской ступени Бадахшана, Тянь-Шаня и Гиссаро-Дарваза) типчаковые степи были распространены здесь шире. Вместе с интенсивным поднятием и ухудшением природной обстановки Памира в голоцене (Ранов и Сидоров, 1960; Сидоров, 1961) они исчезли на всей территории, сохранившись лишь на юго-восточной его окраине. Интересно, что Юнатов (1961 : 145—146) для северных склонов западного Куньлуня также отмечает «исключительно сильную редукцию степного пояса», фрагменты которого занимают «своего рода убежища в наиболее благоприятных условиях рельефа, экспозиции и увлажнения».

Наряду с типчаковыми степями в некоторых долинах верхней части бассейна Аксу (Каракуль, Беик, Кочусу, истоки Ничкесу, Хан-Юлы и ее приток Жеркапчал) на абсолютной высоте 4300—4650 м отмечены пятна

луковых лужаек с преобладанием *Allium atrosanguineum* Schrenk. Последний в зависимости от условий почвенного увлажнения сочетается то с типично луговыми (*Kobresia capilliformis* Ivan., *Carex stenocarpa* Turcz., *Swertia marginata* Schrenk), то со степными видами (*Festuca sulcata*, *Calamagrostis anthoxanthoides* [Munro.] Rgl.). Лук темно-кровавый встречается и в других районах Южного Памира, однако доминантом-эдификатором в их растительном покрове выступает редко. С верховьями Аксу в этом отношении может быть сопоставлена только правобережная часть бассейна Аличура (южный склон хребта Базардара), где в верховьях долин второго порядка в местах наибольшего зимнего снегонакопления также нередки луковые лужайки.

Близкородственный этому луку *Allium monodelphum* Less. s. l. является доминантом альпийских и субальпийских луковых лугов в западной части Ферганского хребта, на востоке Чаткальского и в некоторых других хребтах Тянь-Шаня. По мнению Е. М. Лавренко (1946 : 35), эти луковники связаны с местообитаниями, получающими большое количество осадков, в том числе зимних.

По-видимому, указанные луковые фитоценозы юго-восточного Памира, представленные в долинах с наибольшим летним увлажнением (судя по характеру их растительного покрова) и зимним снегонакоплением на склонах преимущественно южных экспозиций, можно также рассматривать в качестве дериватов смягченных климатических условий прошлого.

Свидетельством наличия некогда на Памире более влажной эпохи может служить и *Thermopsis alpina* (Pall.) Ldb., произрастающий в одном из самых увлажненных уголков юго-восточного Памира — долинах Каракуль и Беик. Судя по характеру его общего распространения (Чефранова, 1958), необходимым условием его существования является значительно большее, чем на Памирском нагорье, количество осадков. Он встречается в альпийском и субальпийском поясах Станового хребта, Саян, Алтая, высокогорья которых являются достаточно мощными конденсаторами влаги. В Центральном Тянь-Шане *Thermopsis alpina* отмечался И. А. Губановым[1] в лугово-лесном поясе.

Долины рр. Каракуль и Беик, правых притоков Аксу, сейчас единственное на Памире место, где обитает это растение. Здесь на уровне 4300—4400 м оно выступает в качестве соэдификатора в типчаковых степях, а иногда образует небольшие по площади, но густые заросли.

В бассейне верхней Аксу произрастают кустарники, не встречающиеся нигде более на Памирском нагорье или изредка зафиксированные только у западной его периферии.

Так, два угнетенных экземпляра *Nitraria schoberi* L. отмечены в урочище Чечекты. На юго-востоке Памира она произрастает по склонам и днищам многих долин (Ничкесай, Кызылрабат, Колчак, Аюджолу и др.) на абсолютных высотах от 3900 до 4050 м не только единично, но и небольшими группами. Летом 1961 г. большинство растений обильно цвело, и к осени они сформировали зрелые плоды. Как известно, эта селитрянка в Средней Азии и за ее пределами распространена преимущественно на равнинах и в нижних поясах гор в виде кустарника более 1 и до 2 м высоты (Бобров, 1946; Флора СССР, 1949). В высокогорьях Памира она превратилась в распластанное, прижатое к земле растение, редко превышающее 30 см. При этом обычно местообитания селитрянки укрыты скальными выступами или находятся в глубоких ложбинах морены, куда зимой сносится снег.

В одном из таких убежищ среди моренного поля близ слияния Аксу и Беика, где несколько кустиков *Nitraria schoberi* приютились под темной скалой, ориентированной на юго-юго-восток, измерялась с помощью термографа температура воздуха в 10 см от поверхности почвы. Одновременно аналогичные наблюдения проводились на такой же абсолютной высоте (3900 м) на широкой террасе Аксу среди ассоциации Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha, типичной для обширных пространств субальпийской ступени почти всех районов Памира. Сопоставляя показания приборов, мы убедились, что в месте произрастания селитрянки значительно теплее. В течение периода наблюдений со 2 до 7 августа среднесуточные температуры воздуха были на 2—4.5° выше, чем на открытых обдуваемых ветром площадях с преобладанием терескена (рис. 2).

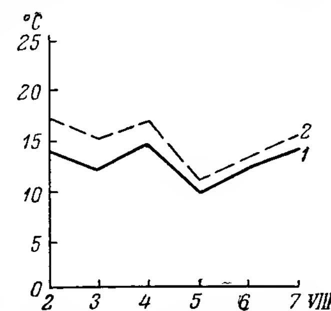


Рис. 2. Среднесуточные температуры воздуха в 10 см от поверхности почвы со 2 по 7 августа 1961 г.

1 — в фитоценозе Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha; *2* — в местообитании *Nitraria schoberi*.

Наивысшее местонахождение *N. schoberi* отмечено нами на уровне 4300 м на юго-восточном склоне долины правого нижнего притока р. Дункельдык. Растение, укрытое скальным навесом, было усыпано плодами, которые созрели в начале сентября.

Скальный массив Акташ, расположенный на правобережье верхней Аксу, является сейчас уникальным для Памира заповедником, где сконцентрированы местообитания таких кустарников, как *Cotoneaster uniflora* Bge., *Rhamnus minuta* Grub., *Lonicera pamirica* Pojark., *Rosa webbiana* Wall. aff., *Berberis kaschgarica* Rupr.[1] В подавляющем большинстве случаев они ютятся на склонах южных румбов в расщелинах, нишах скал и среди камней.

Кратко охарактеризуем одно из таких убежищ на южном склоне массива Акташ по правому берегу р. Каракуль в 5 км от слияния ее с Аксу. Абсолютная высота 4100—4150 м, уклон около 45°. Известняковая скала с небольшими уступами и нишами; кое-где на узких полочках (до 50 см шириной) с небольшим скоплением мелкозема произрастает колючий



Рис. 3. *Rhamnus minuta* на скальной стене массива Акташ (абс. высота 4150 м).

Acantholimon sp. (aff. *A. borodinii* Krassn.). На палевых плитах выделяются группы обычной на скалах и осыпях верхней Аксу темно-зеленой *Dasiphora dryadanthoides* Juz. Среди каменистых скоплений невысокие

[1] По материалам гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

[1] Первые два вида кустарников более нигде не отмечены на Памирском нагорье, другие, кроме его юго-восточной окраины, единично и редко встречались лишь у границы с Бадахшаном.

(40—50 см) шаровидные кустики барбариса кашгарского. В наиболее глубоких нишах распластались короткие, цепляющиеся за уступы ветви *Rhamnus minuta* (рис. 3). В одной из щелей вертикальной стены разместился единственный экземпляр жимолости памирской метровой высоты. Все кустарники к 31 июля вступили в фазу плодоношения, *Acantholimon* sp. пышно цвел.

Здесь проводились аналогичные вышеописанным наблюдения в течение 12 дней (с 9 по 20 августа) в период вызревания плодов. Результаты их сопоставлены с проведенными в те же сроки наблюдениями на террасе Аксу на уровне 3900 м среди ассоциации Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha (рис. 4). Несмотря на то, что участок указанной скалы приподнят на 200—250 м над террасой Аксу, среднесуточные температуры воздуха в 10 см от поверхности почвы здесь оказались в среднем выше на 4.5°. Наименьшая разница (3°) отмечалась в дождливые дни с десятибалльной облачностью 10 и 11 августа, наибольшая (6.5°) при ясном небе 14 и 20 августа. Особенно резко вырисовывались различия температурных условий в дневные часы, достигая около полудня 10—13° (рис. 5).

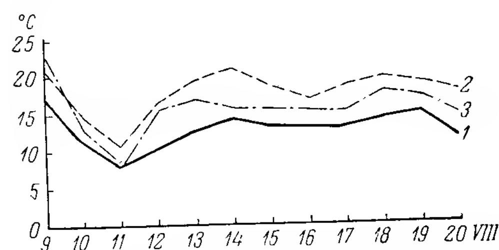


Рис. 4. Ход среднесуточных температур воздуха в 10 см от поверхности почвы с 9 по 20 августа 1961 г.

1 — в фитоценозе Eurotia ceratoides+Artemisia rhodantha; *2* — в одном из «убежищ» скального массива Акташ; *3* — в месте произрастания *Berberis kaschgarica* (массив Аюджолу).

Подобные наблюдения со сходным результатом (рис. 2) были проведены также на юго-юго-восточном склоне массива Аюджолу по левому борту долины Аксу в 5 км от устья р. Кызылрабат на абсолютной высоте 4150 м, где среди крупных камней насчитывается более десятка кустов *Berberis kaschgarica*. Последний вообще в этом районе не является редкостью и неоднократно отмечался, помимо названных мест, в долинах Аюджолу, Дункельдык и др. (рис. 6).

На примере описанного местообитания в массиве Акташ нам представляется интересным сделать следующие, сугубо ориентировочные подсчеты. Исходя из величины обычного термического градиента (понижение температуры на 0.5° через каждые 100 м высоты при подъеме и соответствующее потепление при спуске), можно убедиться, что в убежище Акташа на уровне 4100—4150 м днем имеются тепловые условия, близкие к таковым вне убежища на абсолютной высоте порядка 1900—1300 м (разница температур в 10—13° соответствует разнице высот в 2000—2600 м, которую следует сопоставлять с уровнем контрольного участка террасы Аксу — 3900 м). Если аналогичное вычисление произвести по разнице среднесуточных температур (4.5—6.5°), то получим высоту около 3000—2700 м.

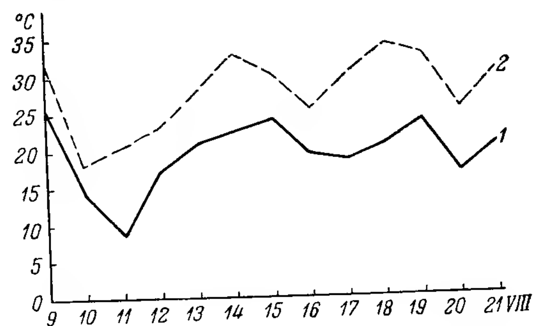


Рис. 5. Температуры воздуха в 13 часов в 10 см от поверхности почвы с 9 по 21 августа 1961 г.

1 — в фитоценозе Eurotia eeratoides+Artemisia rhodantha; *2* — в одном из «убежищ» массива Акташ.

Таким образом, при самом грубом подсчете становится очевидным, что термический режим здесь в известной степени соответствует среднегорному.

Конечно, нельзя утверждать, что все кустарники, произрастающие на юго-востоке Памира, находятся в столь привилегированных условиях.

Однако, судя по нашим наблюдениям, их местообитания летом в значительной степени имеют характер «убежищ». Зимой же обитателей различных депрессий рельефа и скальных ниш прикрывает глубокий снег, навеваемый сюда с соседних открытых площадей и умеряющий суровость памирских зим. В общем несомненно, что микроклимат убежищ, в которых встречаются перечисленные выше кустарники, несколько мягче современного климата Памирского нагорья в целом. В то же время они нередки в горах Бадахшана, Тянь-Шаня, Гиссаро-Дарваза и Алая на меньших абсолютных высотах. Так, *Lonicera pamirica* наиболее часто отмечается до высоты 3550 м, *Rosa webbiana* s. l. и *Cotoneaster uniflora* — на лесных опушках и среди кустарниковых зарослей среднегорий (Флора СССР, 1939—1958), основной областью распространения *Nitraria schoberi* являются равнины и нижние пояса гор Средней Азии (Бобров, 1946). Преимущественно среди полупустынь и полустепей равнин и низкогорий Средней Азии произрастает и *Rochelia bungei* Trautv. (Флора СССР, 1953). На Памире редкие находки ее прежде были сделаны лишь в самой западной его части. В верховьях Аксу она собрана нами по левому берегу основной долины на склоне южной экспозиции в глубокой ложбине, где зимой скапливается снег, на уровне 3950 м.



Рис. 6. *Berberis kaschgarica* в скалах массива Аюджолу у верхнего предела произрастания на абсолютной высоте 4350 м.

В долине Аксу и ее верхних притоков по склонам западных и северо-западных экспозиций в местах с наилучшим зимним снегонакоплением неоднократно встречаются группы и отдельные экземпляры *Cicer jaquemontii* Jaub. et Spach. Этот нут «чувствует себя» на уровне 4000—4100 м настолько хорошо, что может выступать в роли эдификатора небольших фитоценозов. Даже на абсолютных высотах порядка 4300 м у него отмечались все фенологические фазы, вплоть до созревания плодов.

Приведем одно из описаний 25 августа 1961 г. Нижняя треть осыпного склона в урочище Дункельдык в 2 км к северу от одноименного озера. Экспозиция западная, уклон 10°, абсолютная высота 4020 м. Увлажнение атмосферное, субстрат щебнистый. Проективное покрытие 20%, высота травостоя 30 см. *Cicer jaquemontii* — cop.$_1$ (9%); *Artemisia pamirica* C. Winkl. — cop.$_1$ (8%); *Ziziphora pamiroalaica* Juz. — cop.$_1$ (2%); *Linaria sessilis* Kuprian. — sp.; *Dracocephalum heterophyllum* Benth. — sp.; *Allium polyphyllum* — sp.; *Lindelophia pterocarpa* M. Pop. — sp.

Нут Жакемонта в других районах Памира изредка отмечался лишь у его западных пределов — в низовьях р. Аличур; в соседних горных странах он обычно распространен в среднем ярусе гор до высоты 2500—3000 м (Флора СССР, 1948).

К числу дериватов более мягких природных условий относится и ряд других растений юго-восточного Памира. Показательны в этом отношении обитающие близ теплых источников у подножья Акташа определенно невысокогорные *Phragmites communis* Trin. и *Carex pycnostachya* Kar. et Kir. Распространение тростника главным образом на равнинах общеизвестно, а указанная осока обычно не произрастает выше среднегорий и на Памире зафиксирована еще у выходов термальных вод у оз. Булункуль (Сидоров, 1959а).

В этом ряду можно также назвать выходца из «тургайских палеопрерий» (Овчинников, 1955) — *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth, основная область произрастания которого находится в предгорьях и на равнинах юга нашей страны. На Памире он встречается единично или небольшими группами в угнетенном состоянии. В верховьях же Аксу по делювиально-пролювиальным конусам выноса и пологим шлейфам нередки группировки с господством чия блестящего. О степени распространения здесь этого злака можно судить и по тому, что местные жители используют его для плетения циновок, украшающих юрты.

В заключение изложенного нам представляется возможным сделать следующие выводы.

Перечисленные фитоценозы и большинство отмеченных видов растений в настоящее время произрастают преимущественно на юго-востоке Памирского нагорья. Разорванность их ареалов и приуроченность к экологическим нишам, очевидно, не позволяют считать их прогрессирующими в современных условиях Памира элементами растительности. По-видимому, прежде они играли значительно бóльшую роль в растительном покрове иного характера, теперь представляющем пройденный этап в развитии природы Памира; этот этап был связан с меньшими абсолютными высотами и более мягким климатом.

Благодаря интенсивному поднятию Памира и обрамляющих его хребтов [1] в условиях все нарастающей суровости и аридности климата (Сидоров, 1960, 1961) некоторые группировки и отдельные представители прежней растительности сохранились лишь в реликтовом состоянии (см. по этому поводу: Попов, 1958).

Природные особенности бассейна верхней Аксу определили возможность сохранения здесь в различных «убежищах» реликтовых элементов растительности. По этому признаку юго-восточную окраину советского Памира следует считать своеобразным ботаническим рефугиумом.

ЛИТЕРАТУРА

Агро-климатический справочник по Таджикской ССР (1959). — Бархатов Б. П. (1959). Схема структурно-тектонического районирования Памира. Уч. зап. ЛГУ, 268, сер. геолог. наук, 10. — Беляевский Н. А. (1949). Альпийская тектоника Западного Куэнь-Луня. Изв. АН СССР, сер. геолог., 2. — Бобров Е. Г. (1946). Об азиатских видах рода *Nitraria* L. Сов. бот., 14, 1. — Гончаров Н. Ф. (1937). Районы флоры Таджикистана и их растительность. Флора Таджикистана, 5. — Грум-Гржимайло Г. Е. (1887). Очерк при-Памирских стран. Изв. РГО, 22. — Иконников С. С. (1960). Состав и анализ флоры Памира. Автореф. диссерт. — Лавренко Е. М. (1946). О луковых лугах Средней Азии. Бот. журн., 4. — Луканенкова В. К. и Л. Ф. Сидоров. (1961а). О наивысших пределах произрастания кустарников в горах СССР. Бот. журн., 2. — Луканенкова В. К. и Л. Ф. Сидоров. (1961б). Закономерности в размещении верхних пределов произрастания кустарников на контакте Передней и Центральной Азии в горах СССР. Бот. журн., 9. — Мурзаев Э. М. (1958). Средняя Азия. Физ.-геогр. характеристика. — Назарова Т. Л. (1955). О влиянии воздушных масс тропического происхождения на весенне-летние осадки в Узбекистане. В сб.: Метеоролог. и гидролог. в Узбекистане. — Наливкин Д. В. (1932). Обзор геологии Памира и Бадахшана. Тр. Всес. геол.-развед. упр., II, 182. — Овчинников П. Н. (1936). Материалы к характеристике естественных кормов Таджикистана. Тр. Тадж. базы АН СССР, II, ботаника. — Овчинников П. Н. (1955). Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии. Тр. АН Тадж. ССР, 31. — Овчинников П. Н. и К. С. Афанасьев. (1936). Естественные ресурсы Западного Памира. Тез. конф. по с.-х. освоен. Памира. — Попов М. Г. (1958). Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Избр. соч. — Райкова И. А. (1936). Климат и растительность Памира. Тез. конф. по с.-х. освоен. Памира. — Ранов В. А. и Л. Ф. Сидоров. (1960). К вопросу об изменениях природных условий в голоцене. ДАН Тадж. ССР, 3, 3. — Рубцов Н. И. (1954). Степи северного Тянь-Шаня. Изв. АН Казахск. ССР, 7. — Северцов Н. А. (1879). Заметки о фауне позвоночных Памира. Зап. Турк. отд. общ. любит. естествозн., антрополог. и этнограф., 1, 1. — Селиванов Е. И. (1959). К вопросу о древнем оледенении Центральной Азии. Изв. ВГО, 6. — Селиванов Р. И. (1957). Поверхности выравнивания и рельеф Памира. ДАН Тадж. ССР, 20. — Сидоров Л. Ф. (1959а). К находке *Carex pycnostachya* Kar. et Kir. на Памире. Бот. журн., 3. — Сидоров Л. Ф. (1959б). К вопросу о древнем оледенении Памира. ДАН СССР, 127, 4. — Сидоров Л. Ф. (1959в). Материалы к характеристике луговой растительности Памира. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 205. — Сидоров Л. Ф. (1960). Луга Памира. Автореф. диссерт. — Сидоров Л. Ф. (1961). К истории растительного покрова Памира в голоцене. Втор. совещ. по вопр. изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий. Тез. докл. — Синицын В. М. (1947). К четвертичной истории Таримской впадины. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 22, 3. — Синицын В. М. (1959). Центральная Азия. География. — Станюкович К. В., М. Б. Кривоногова, Г. М. Ладыгина и Л. Ф. Сидоров. (1956). Растительные пояса на Заалайском и Алайском хребтах в бассейне Кашгарской Кызыл-Су. Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 16. — Флора СССР. (1939—1958). IX (1939); X (1941); XIII (1948); XIV (1949); XIX (1953); XXIII (1958). — Чефранова З. В. (1958). Материалы к монографии рода термопсис (*Thermopsis* R. Br.). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений, 12. — Юнатов А. А. (1961). К познанию растительного покрова западного Куньлуня и прилежащей части Таримской впадины. В кн.: Куньлунь и Тарим.

Памирская база
Академии наук Таджикской ССР
г. Хорог.

---

[1] В специальной литературе имеется много указаний на активные тектонические движения последнего времени в системе Памиро-Алая и Куньлуня (Синицын, 1947, 1959; Беляевский, 1949; Селиванов Р. И., 1957; Бархатов, 1959; Селиванов Е. И., 1959, и др.).

SOUTH-EASTERN PAMIRS AS A BOTANICAL REFUGIUM

By V. K. Lukanenkova

SUMMARY

The process of extinction in the Pamirs of plant communities and separate species that inhabited it under the milder environmental conditions of the past is illustrated by some concrete examples. At present such communities and plants persist in this region only as relicts. The specific natural features of the basin of the river Axu in its upper course provide the possibility of survival of numerous relict elements in various sheltered sites in this locality. This feature of the south-eastern extremity of the Soviet Pamirs permits to regard this region as a peculiar botanical refugium.

УДК 541.144.7 : 581.526.53

Ю. С. Насыров и М. А. Логинов

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА РАСТЕНИЙ ТРАВЯНИСТЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

С 3 рисунками

(Получено 26 III 1963)

Главной движущей силой всех совершающихся в биосфере процессов является та часть солнечной энергии, которая фиксируется растительным покровом в результате фотосинтеза. Благодаря этому биосфера постоянно обогащается свободной энергией извне, атмосфера пополняется необходимым для поддержания жизни кислородом.

Велика роль зеленых растений в круговороте веществ и энергии в природе. В. И. Вернадский (1960) отводит живым организмам важнейшее место в процессах миграции, распределения и концентрации химических элементов в земной коре. Первичным источником энергии, связанной с этими многообразными процессами, является фотосинтетическая деятельность растений как в прошлом, так и в настоящее время. Биосфера, пишет Вернадский (1960), может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию.

Такими высокоорганизованными биотрансформаторами солнечной энергии на нашей планете являются биогеоценозы в понимании В. Н. Сукачева (1945, 1947; Сукачев и др., 1957). Неотъемлемой частью и энергетической установкой биогеоценоза является фитоценоз (Лавренко, 1959). Фитоценоз, пишет Сукачев (1957), представляет собой лабораторию, в которой происходит аккумуляция и превращение веществ и энергии.

По представлениям Сукачева фитоценоз объединяет всякую конкретную растительность, которая на известном пространстве однородна по своему составу, синузиальной структуре, сложению и характеру взаимоотношений между растениями, а также между ними и средой. Охватывая все растения, как высшие, так и низшие, эти сообщества являются сложными образованиями, состоящими из филогенетически и экологически различных элементов. Каждому фитоценозу свойственны определенная специфика во взаимодействии слагающих его видов, а также особый характер аккумуляции и превращения веществ и энергии. Экспериментальное изучение количественных и качественных изменений, связанных с обменом веществ и энергии в фитоценозе в конкретных физико-географических условиях, представляет большой научный и практический интерес. Подобные исследования позволят установить более точно распределение потенциальной химической энергии в биосфере, получить сравнительные данные о степени приспособленности и совершенства фитоценозов, выявить возможности улучшения и реконструкции растительного покрова и управления его продуктивностью.

В настоящей работе мы затронем только энергетическую сторону этих процессов в фитоценозе и дадим количественную оценку роли отдельных его компонентов в накоплении органических веществ. Несмотря на всю важность этой проблемы, мы до сих пор не располагаем точными данными о биологической продуктивности хотя бы основных типов растительности. Роль отдельных видов растений в балансе вещества и энергии фитоценоза совершенно не изучена. Мы не знаем, какой естественный фитоценоз является более производительным, совершенным, и как это достигается.

Большой трудностью на пути решения вышеуказанных вопросов явилась недостаточная разработанность методов экспериментальной фитоценологии. Количественный учет прироста сухого вещества растительной массы нужен для оценки энергетических ресурсов биосферы (на что указывал еще Вернадский, 1960), но он не всегда и везде возможен. Например, очень трудно точно определить прирост сухого вещества в многолетних надземных и подземных органах растений. Поэтому многие геоботаники в своих работах вынуждены ограничиваться учетом только надземной массы растений или хозяйственного урожая, что не отражает истинной величины их биологической продуктивности. Отсюда вытекает особая важность разработки методов количественного определения биологической продуктивности растений и баланса энергии и веществ в фитоценозе.

Под влиянием идей, развиваемых В. Н. Сукачевым в области биогеоценологии, в Лаборатории физиологии и биофизики растений АН Таджикской ССР был разработан описанный нами ранее метод (Насыров и др., 1962). Это радиометрический метод единовременного учета общей потенциальной продуктивности фотосинтеза и определения удельного веса видов слагающих ценоз в накоплении веществ растительным сообществом. С помощью этого метода нами сделана попытка изучения фотосинтетического баланса растений двух травянистых фитоценозов, отличающихся по своему флористическому богатству и экологии.

Методика исследования

В основе разработанного нами метода количественного изучения ассимиляционной продуктивности растений и фитоценоза в целом лежит использование радиоактивного углерода ($C^{14}O_2$) в замкнутой системе (Заленский и др., 1955). Для этой цели была сконструирована установка, состоящая из прозрачной ассимиляционной камеры, радиометрического прибора и электродвигательной системы для перемешивания газовой смеси в камере (рис. 1). Ассимиляционная камера была изготовлена из органического стекла

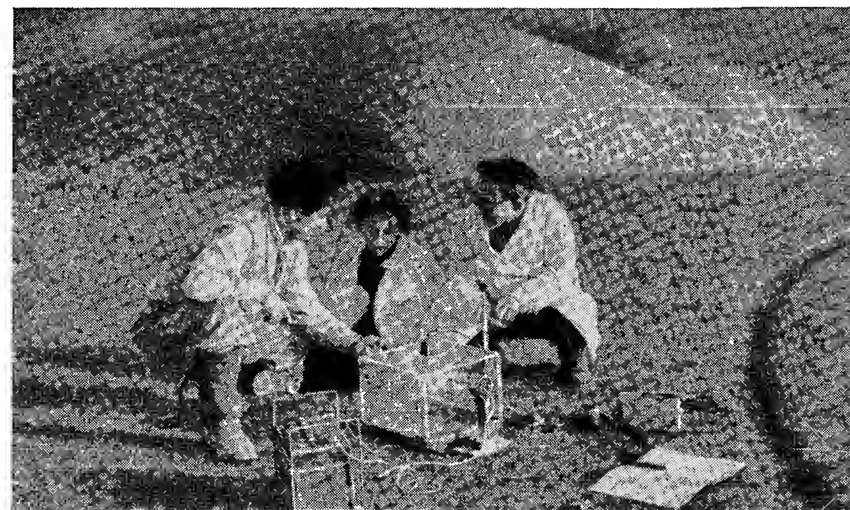


Рис. 1. Общий вид радиометрической установки в работе для определения потенциальной интенсивности фотосинтеза растений в фитоценозах.

размером 333×333×260 мм. Ее объем составлял 26 л, а исследуемая площадь растительного покрова 0.1 м². Нижней открытой частью камера опиралась на сварную железную раму, которая перед началом опыта вдавливалась в почву для создания герметичности. В камеру были вмонтированы торцовый счетчик β-частиц, стаканчик для радиоактивного препарата (смесь Na_2CO_3 и $Na_2C^{14}O_3$) и психрометр.

Эта вполне транспортабельная установка позволила нам провести серию опытов в полевых условиях.

Перед началом опыта ассимиляционная камера устанавливалась на исследуемом участке. После измерения фона камера покрывалась светонепроницаемым чехлом и в ней создавалась газовая смесь с определенной активностью и концентрацией CO_2. В наших опытах концентрация углекислоты составляла 1% по объему с удельной активностью 2μC/литр воздуха. После перемешивания газовой смеси в системе снимался чехол с камеры и через каждые 5 минут на протяжении опыта измерялось изменение радиоактивности газа. Экспозиция обычно не превышала 20 минут. По показаниям радиометра до и после экспозиции, пользуясь градуировочным графиком зависимости активности газа от концентрации CO_2, мы определяли количество мг CO_2, поглощенное растениями данного фитоценоза, т. е. его потенциальную ассимиляционную продуктивность с площади 0.1 м².

С целью выяснения роли отдельных видов в продуктивности растительного сообщества сразу же после опыта производилась фиксация всех растений опытного участка в кипящем спирте. Собранный материал исследовался в лаборатории; интенсивность фотосинтеза растений выражалась в миллиграммах CO_2 (по Заленскому и др., 1955).

Опыты проводились в двух повторностях. Расхождение между результатами параллельных опытов не превышало 10%.

Ассимиляционная продуктивность растений ценозов определялась в дневной и сезонной динамике. Исследования проводились в ясные дни, что позволило нам получить сравнительные данные о продуктивности фотосинтеза растений на протяжении их вегетационного периода.

Суммарная дневная продуктивность растений рассчитывалась по площади, ограниченной осью абсцисс и кривой, вычерченной на основании анализов в 5 сроков — с 9 час. утра до 18 час. вечера, примерно, с 2-часовым интервалом. Опыты сопровождались наблюдениями за освещенностью, температурой и влажностью воздуха, состоянием погоды и т. п. Влажность почвы определялась подекадно электрометрическим методом.

Полученные нами данные о продуктивности фотосинтеза растений и ценоза имеют относительное значение, так как исследования проводились при высокой концентрации CO_2 в воздухе и при кратковременных экспозициях.

Объекты исследования

Исходя из вышеуказанной задачи были выбраны два типа травянистых ценозов — монодоминантный и полидоминантный, отличающиеся не только по своему флористическому составу, но и по общему покрытию и динамике развития. Полидоминатным фитоценозом являлась мятлико-осоковая ассоциация эфемерово-эфемероидной растительности южного Таджикистана. Опыты с растительностью этого типа проводились в урочище Гарауты, расположенном на правом берегу р. Вахш (350 м над ур. м.). По климатическим условиям этот район относится к области сухих субтропиков. Годовая сумма осадков составляет 200—350 мм, которые выпадают главным образом в зимний и ранневесенний периоды. В летние месяцы осадки совершенно отсутствуют. Этот район характеризуется мягкой непродолжительной зимой и жарким летом. Сумма активных температур за вегетационный период составляет 1144. Температурный режим зимой умеренный, редко наблюдаются кратковременные заморозки. В отдельные ясные дни в январе и феврале температура воздуха поднимается до 10—15°, а на поверхности почвы до 20°.

В предгорьях южного Таджикистана на светлых сероземных почвах широко распространена эфемерово-эфемероидная растительность с зимне-весенним ритмом развития (Овчинников, 1948). Доминантами растительного покрова здесь являются *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*, им сопутствуют *Gagea olgae*, *Ranunculus pinnatisectus*, *Leptalium filifolium*, *Salsola turkestanica* и т. д. Общее проективное покрытие растительности составляет 50—60%.

В качестве монодоминантного фитоценоза была выбрана типчаковая ассоциация степной растительности Туркестанского хребта. Исследования проводились в ущелье Кусавли-Сай, расположенном на северном склоне Туркестанского хребта (стационар на высоте 2450 м над ур. м.). При резко выраженной континентальности климат района отличается большой сухостью. Годовое количество осадков не превышает 300—350 мм, основная часть которых приурочена к весеннему периоду. Сумма активных температур за вегетационный период составляет 1165.

Вследствие аридности климата в данном районе преобладает ксерофильная растительность. Наиболее широко распространены арчевые леса, в травяном покрове которых представлены степные элементы (Запрягаева и Коннов, 1958). На широких полянках здесь можно встретить исключительно степные фитоценозы с господством типчака *Festuca sulcata*. Сопутствующими видами типчаковых ценозов являются эфемероиды *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* и *Tulipa turkestanica*, а также растения из родов *Astragalus* и *Artemisia*. Общее проективное покрытие типчаковых степей достигает 50%.

Результаты исследования

Ассимиляционный аппарат эфемерово-эфемероидных растений южного Таджикистана вследствие исторически сложившегося зимне-весеннего ритма их развития адаптирован к пониженным температурам (Насыров, 1962). В связи с этим мятлико-осоковый фитоценоз уже в конце февраля и в начале марта имеет сравнительно высокую продуктивность фотосинтеза (рис. 2, *А*). Наиболее энергичный рост и развитие этой растительности наблюдаются в марте при благоприятном для них сочетании гидротермических условий. В это время, при умеренной температуре (среднесуточная — 17°) и наличии достаточного количества доступной влаги в почве (10%), ассимиляционная продуктивность ценоза в ясные дни достигает максимальной величины (0.6 г CO_2 в час на площади 0.1 м²).

Климатические условия данного района, зимой и ранней весной характеризующиеся умеренными температурами и влажностью, в апреле изменяются; наступает сухой и жаркий период. Большая инсоляция и высокая температура воздуха вызывают значительный рост интенсивности транспирации растений и общего испарения, что ведет к иссушению почвы. В результате ухудшения условий фотосинтеза наблюдается понижение продуктивности фитоценоза. Листья эфемеров и эфемероидов в середине апреля интенсивно увядают и желтеют, ассимиляционная их работа практически сводится на нет. Продуктивность фитоценоза в это время определяется исключительно ксерофитными растениями, которые летом приходят на смену эфемерам и эфемероидам. Производительность этой пустынной ассоциации очень низка.

Удельный вес отдельных видов в общей потенциально возможной продуктивности фитоценоза не одинаков и тесно связан с их обилием и ассимиляционной способностью. Как и следовало ожидать, в накоплении веществ данным фитоценозом ведущую роль играют эдификаторы *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. На площади 0.1 м² насчитывается 340—360 побегов осоки и 5—6 куртин мятлика. Поэтому 40—50% ассимиляционной работы ценоза приходится на долю осоки. Второе место принадлежит мятлику, который образует 25—30% веществ, накапливаемых фитоценозом. Фотосинтез этих двух видов обеспечивает 60—75% общей потенциальной продуктивности фитоценоза. Остальная часть ассимиляционной работы ценоза распределяется между остальными видами, из которых сравнительно продуктивными являются *Leptaleum filifolium* (12—16%) и *Ranunculus pinnatisectus*. Наименьшую роль в накоплении веществ сообществом играет *Gagea olgae* (2—3%); это растение первым, уже в начале апреля, выходит из строя работоспособных компонентов фитоценоза.

Один из слагающих данный фитоценоз видов — *Salsola turkestanica* — начинает вегетацию в зимнее время. Однако температура в зимнее и ранневесеннее время низкая и сильно ограничивает рост и ассимиляционную деятельность данного растения. Вследствие этого в период активного роста и развития эфемероидов солянка характеризуется очень низкой продуктивностью (1—2%). Только в конце апреля с наступлением устойчивой жаркой погоды начинается энергичный рост солянки, ее ассимиляционная продуктивность заметно возрастает. В это время в рассматриваемом фитоценозе появляется и начинает интенсивно расти другой ксерофит — *Diarthron vesiculosum*. Таким образом, эфемероиды в конце апреля сменяются

пустынными растениями, которые определяют производительность фитоценоза в летнем аспекте. Продуктивность этой растительности, как уже отмечалось, очень низка. Причем 70% ассимиляционной работы данного фитоценоза в летний период приходится на долю *Salsola turkestanica*.

Важнейшими факторами ассимиляционной продуктивности растений, как известно, являются интенсивность фотосинтеза, величина листовой массы и продолжительность их рабочего времени (Иванов, 1941; Ничипорович, 1956). В зависимости от условий внешней среды и генетических отличий растений разных видов величина и соотношение указанных факторов неодинаковы. Вследствие этого виды-компоненты фитоценозов характеризуются различной ассимиляционной продуктивностью.

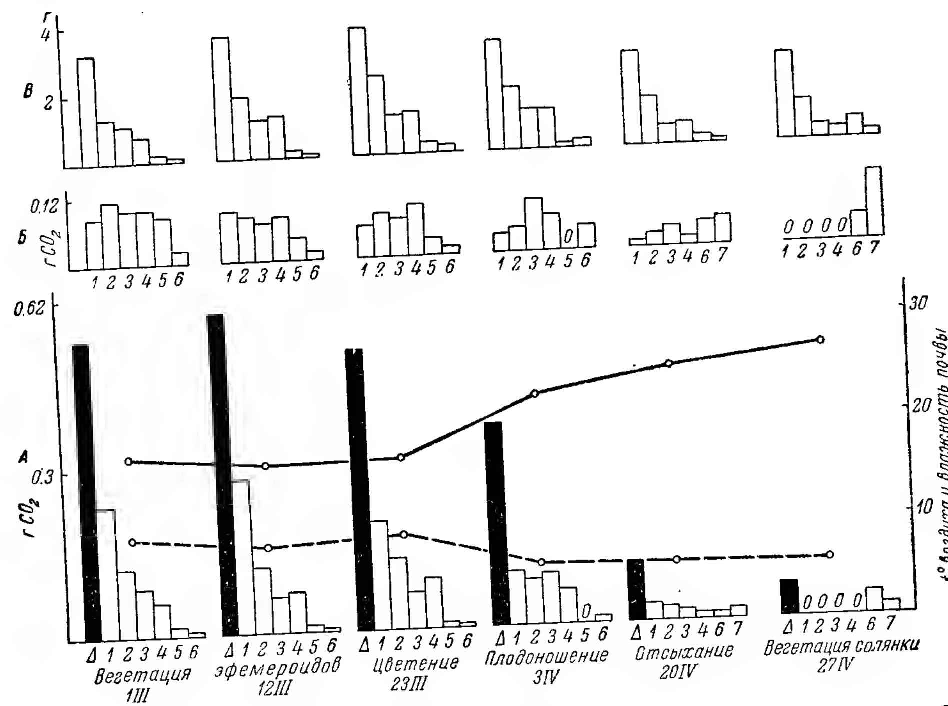


Рис. 2. Потенциальная продуктивность фотосинтеза растений эфемерово-пустынного фитоценоза (1960 г.).

А. Δ — общая продуктивность фотосинтеза в г CO_2 с площади 0.1 м² в час. Продуктивность фотосинтеза: *1 — Carex pachystylis*; *2 — Poa bulbosa*; *3 — Leptaleum filifolium*; *4 — Ranunculus pinnatisectus*; *5 — Gagea olgae*; *6 — Salsola turkestanica*; *7 — Diarthron vesiculosum*. Б — потенциальная интенсивность фотосинтеза растений в г CO_2 на 1 г сухого веса листьев в час. В — сухой вес ассимилирующей массы видов в г с площади 0.1 м². *Сплошная линия* — среднесуточная температура воздуха, *прерывистая линия* — влажность почвы (в %); *косо расположенные прямоугольники* означают наличие следов данного процесса.

Причинный анализ факторов продуктивности растений рассматриваемого фитоценоза прежде всего указывает на ведущую роль листовой массы в накоплении веществ сообществом (рис. 2, *Б* и *В*). Например, в опытах 1 и 23 марта *Carex pachystylis* имел сравнительно низкую интенсивность фотосинтеза. Однако по величине ассимиляционной продуктивности он занимал первое место. Это обусловлено его большой листовой массой (3.6 г на 0.1 м² ценоза), почти в 3 раза превышающей массу листьев сопутствующих видов.

У другого эдификатора — *Poa bulbosa*, листовая масса меньше (2 г 23 III), чем у *Carex pachystylis*. Однако интенсивность потенциального фотосинтеза у него велика, что, компенсируя недостаток листьев, увеличивает удельный вес этого вида в продуктивности ценоза.

У многих сопутствующих видов рассматриваемого фитоценоза главным фактором, ограничивающим продуктивность, является малый размер листовой поверхности. Так, у *Salsola turkestanica* в зимне-весенний

период интенсивность фотосинтеза крайне низка, что вместе с малой величиной листьев сильно ограничивает его продуктивность. С повышением температуры в апреле ассимиляционная деятельность ксерофитов увеличивается, что приводит к возрастанию их продуктивности. В этот период, напротив, эфемеры и эфемероиды, несмотря на свою большую листовую массу, значительно сокращают продуктивность. Почвенная и атмосферная засуха в сочетании с большой инсоляцией и высокой температурой среды резко угнетает интенсивность фотосинтеза мезофитных растений.

Таким образом, в эфемерово-пустынном фитоценозе смена одних компонентов другими, мезофитов — ксерофитами, позволяет обогащать си-

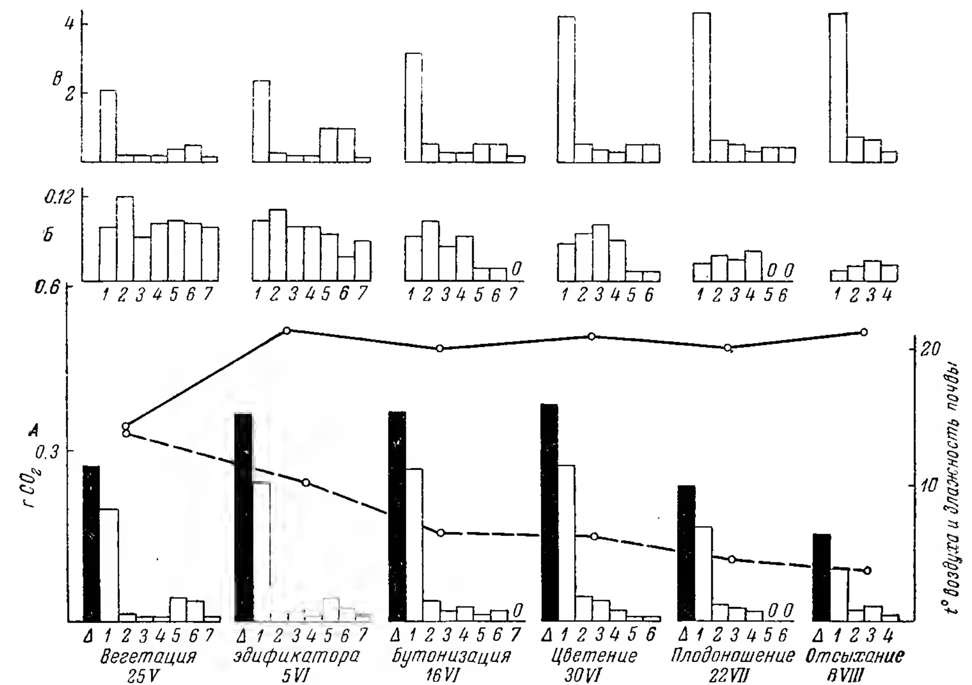


Рис. 3. Потенциальная продуктивность фотосинтеза растений типчакового фитоценоза (1960 г.).

А. Δ — общая продуктивность фотосинтеза в г CO_2 с площади 0.1 м² в час. Продуктивность фотосинтеза: *1 — Festuca sulcata*; *2 — Elytrigia trichophora*; *3 — Artemisia glaucina*; *4 — Astragalus tibetanus*; *5 — Carex pachystylis*; *6 — Poa bulbosa*; *7 — Tulipa turkestanica*. Б — потенциальная интенсивность фотосинтеза растений в г CO_2 на г сухого веса листьев в час. В — сухой вес ассимилирующей массы видов в г с площади 0.1 м². *Сплошная линия* — среднесуточная температура воздуха, *пунктирная линия* — влажность почвы (в %).

стему биогеоценоз энергией даже при весьма жестких условиях внешней среды. Рассмотренная сезонная динамика ассимиляционной продуктивности этого полидоминантного растительного сообщества тесно связана с исторически сложившимся ритмом развития его компонентов, являющимся результатом приспособления растений к круглогодичной утилизации энергии солнечного света.

Общая картина фотосинтетического баланса растений монодоминантного фитоценоза проще. Ведущую роль в накоплении веществ и энергии в этих сообществах играет один эдификатор, который также определяет условия существования сопутствующих видов. В изученном нами степном фитоценозе 65—75% потенциальной ассимиляционной продуктивности растений приходится на долю *Festuca sulcata* (рис. 3, *А*). Продуктивность фотосинтеза ее весной низкая. По мере роста и развития растения ассимиляционная работа увеличивается и в конце июня достигает максимума. В это время наблюдается наивысшая величина общей потенциальной продуктивности данного фитоценоза (0.47 г CO_2 на 0.1 м² в 1 час). В июле и в августе ассимиляционная деятельность *F. sulcata* понижается,

что ведет к соответствующему понижению потенциальной продуктивности сообщества.

На протяжении вегетационного периода эдификатора роль сопутствующих видов в продуктивности фитоценоза сильно изменяется. В весеннем аспекте видное место в накоплении веществ (30%) принадлежит эфемероидам. В это время *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis* при благоприятных для них гидротермических условиях характеризуются высокой ассимиляционной способностью. С уменьшением запасов почвенной влаги и повышением температуры воздуха летом фотосинтез этих мезофитных растений угнетается, что резко сокращает их продуктивность. Из эфемероидов *Tulipa turkestanica* первым, уже в середине июня, выходит из строя активно фотосинтезирующих компонентов фитоценоза.

В противоположность мезофитам ксерофитные виды данного сообщества весной характеризуются очень низкой ассимиляционной продуктивностью. В середине лета удельный вес *Artemisia glaucina*, *Elytrigia trichophora* и *Astragalus tibetanus* в накоплении веществ возрастает и достигает 30% от общей потенциальной продуктивности ценоза.

Анализ факторов продуктивности растений рассматриваемого фитоценоза также указывает на важнейшую роль листовой массы в накоплении веществ сообществом (рис. 3, *Б* и *В*). Доминант этой степной растительности, *Festuca sulcata*, почти во все сроки анализов характеризовался сравнительно низкой интенсивностью фотосинтеза. Однако его ассимиляционная продуктивность велика благодаря большой листовой поверхности. Это микротермное растение уже в мае развивает достаточно мощную листовую массу (2 г на 0.1 $м^2$), в 5—10 раз превышающую таковую у сопутствующих видов. По мере увеличения его листовой поверхности до фазы цветения наблюдается почти пропорциональное повышение ассимиляционной продуктивности. В период плодоношения, несмотря на большую листовую массу, его продуктивность резко сокращается; это связано с ослаблением интенсивности фотосинтеза вследствие возрастных изменений растений и крайней сухости климата.

Наиболее высокая ассимиляционная способность среди растений рассматриваемого фитоценоза обнаружена у *Elytrigia trichophora*. Однако листовая масса у нее, особенно весной, незначительна, что сильно ограничивает продуктивность данного вида. В летний период у ксероморфных растений *Artemisia glaucina* и *Astragalus tibetanus* интенсивность фотосинтеза поддерживается на высоком уровне, что позволяет им обеспечивать до 30% потенциальной продуктивности фитоценоза. В это время фотосинтез эфемероидов подавляется и их удельный вес в ассимиляционной работе ценоза резко сокращается.

Таким образом, в данном монодоминатном фитоценозе ведущее место в накоплении веществ принадлежит *Festuca sulcata*. Из сопутствующих видов заметную роль в этом процессе весной играют мезофиты — эфемероиды, а летом ксерофиты. Таким образом, сезонная динамика ассимиляционной продуктивности изученной нами типчаковой степи тесно связана с ритмикой развития слагающих его видов и приспособительными особенностями растений в засушливых условиях высокогорий.

Заключение

Биогеоценоз как энергетическая единица биосферы представляет собой сложную динамическую систему живых организмов, характеризующихся определенными взаимоотношениями между собой и с абиогенной средой.

Благодаря фотосинтезу растительных компонентов эта система обогащается свободной энергией, получаемой извне.

Количественное изучение фотосинтетической продуктивности фитоценозов представляет большой интерес с точки зрения установления общей картины распределения химической энергии в биосфере и выявления возможностей увеличения коэффициента утилизации солнечного света растительным покровом.

В данной работе сделана попытка определения потенциальной ассимиляционной продуктивности травянистых фитоценозов в сезонной динамике с идентификацией роли отдельных видов в накоплении веществ сообществом. Установлено, что в полидоминантных фитоценозах эфемерово-пустынной растительности южного Таджикистана продолжительность ассимиляционной работы растений в целом велика. Это достигается сменой одних экологических типов растений другими. В зимне-весенний период производительность фитоценоза определяется его эдификаторами — *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*, ассимиляционный аппарат которых адаптирован к низким температурам. В летнее, засушливое и жаркое время возрастает удельный вес ксерофитов — *Salsola turkestanica* и *Diarthron vesiculosum*.

В монодоминантных фитоценозах субальпийских степей Туркестанского хребта ведущее место в накоплении веществ сообществом принадлежит эдификатору *Festuca sulcata*. Из сопутствующих видов заметна роль эфемероидов весной и ксерофитов в летний период.

Важнейшим фактором ассимиляционной продуктивности растений рассматриваемых фитоценозов является величина листовой поверхности. Поэтому виды-доминанты, обладая большой листовой массой, имеют наивысшую продуктивность в сообществе. Однако пропорциональность между рабочей площадью и продуктивностью растений наблюдается только при наличии высокой интенсивности фотосинтеза. Ослабление ассимиляционной способности растений в связи с их возрастными изменениями или при ухудшении условий внешней среды, несмотря на наличие большой листовой массы, ведет к сильному сокращению продуктивности фотосинтеза.

Сезонная динамика развития растительности исследованного района характеризуется сменой одних компонентов фитоценоза другими, более устойчивыми к изменяющимся условиям. Благодаря этому имеет место почти круглогодичная фиксация энергии солнечного света. Однако распределение этой энергии в течение года неодинаково, максимум приходится на весну, когда расцветает эфемерово-эфемероидная растительность. Вследствие неравномерности фотосинтеза в изученных фитоценозах во времени и пестроты ассимиляционной деятельности их компонентов общая продуктивность данных сообществ невелика.

Таким образом, в естественных растительных сообществах интенсивность утилизации солнечной энергии связана не только с конкретными условиями внешней среды, но и с видовыми особенностями растений — их компонентов. В силу конкурентных взаимоотношений в фитоценозе может доминировать вид, характеризующийся слабой ассимиляционной деятельностью. Действительно, эдификаторы изученных нами фитоценозов имели сравнительно низкую потенциальную интенсивность фотосинтеза. Эти данные указывают на первостепенную важность экспериментального изучения новых более продуктивных видов растений с целью введения их в естественные сообщества. Предварительные опыты по реконструкции фитоценозов, проводимые Ботаническим институтом Академии наук Таджикской ССР, свидетельствуют о больших возможностях увеличения производительности естественного растительного покрова и повышения использования солнечной энергии.

ЛИТЕРАТУРА

Вернадский В. И. (1960). Избр. соч., 5, Биосфера. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Запрягаева В. И. и А. А. Коннов. (1958). Динамика развития растительного покрова в арчевниках Туркестанского хребта. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, LXXIII. — Иванов Л. А. (1941). Фотосинтез и урожай. В сб. работ по физиолог., посвящ. памяти К. А. Тимирязева. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1. — Насыров Ю. С. (1962). Фотосинтез эдификаторов низкотравных полусаванн. Бот. журн., 4. — Насыров Ю. С., Ю. Е. Гиллер, М. А. Логинов и В. Н. Ле-

бедев. (1962). Применение C^{14} для изучения фотосинтетического баланса растений
фитоценозов. Бот. журн., 1. — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и тео-
рия получения высоких урожаев. Тимирязевск. чтения, XV. — Овчинни-
ков П. Н. (1948). О типологическом расчленении травянистой растительности. Со-
общения Тадж. ФАН СССР, 10. — Сукачев В. Н. (1945). Биогеоценология и фи-
тоценология. ДАН СССР, XLVII. 6. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории
биогеоценологии. Юбил. сб., посвящ. 30-летию Велик. Окт. соц. рев., ч. 2. — Сука-
чев В. Н., С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. (1957). Методические указания
к изучению типов леса.

Отдел физиологии и биофизики растений
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

EXPERIMENTAL STUDIES ON THE PHOTOSYNTHETIC BALANCE OF THE PLANTS OF HERBACEOUS PHYTOCOENOSES

By U. S. Nasyrov and M. A. Loginov

SUMMARY

These investigations were carried out in southern Tajikistan, in the zone of dry subtropics. It is established that the utilization of the solar energy is closely correlated not only with the entire complex of environmental conditions, but also with the specific features of the plant species involved, the dominance of a species with a low assimilatory activity being possible in a phytocoenose where the competition interrelations prevail. Preliminary experiments are in progress with the objective of the reconstruction of phytocoenoses by means of introducing the plants most efficiently utilizing the solar energy.

УДК 582.542 : 581.14/581.4

Т. И. Серебрякова

ФОРМИРОВАНИЕ КУСТА И КЛОНА У КОСТРА БЕЗОСТОГО *BROMUS INERMIS* LEYSS.

С 9 рисунками

(Получено 10 XII 1962)

Основной задачей работы было изучение морфогенеза у костра безостого в первые годы жизни.

Формирование куста и клона было прослежено на растениях, выращенных на делянках агробиостанции Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (Павловская Слобода Истринского района Московской обл.). Исследовались растения, выкопанные в разные сроки. Первая серия образцов была собрана в течение 1953—1955 гг. (посев 16 мая 1953 г.); вторая серия — в 1959—1962 гг. (посев 23 мая 1959 г.). Сборы делались регулярно в течение каждого вегетационного периода примерно 1 раз в месяц.

В дополнение к анализу растений, выращенных в условиях искуственного посева были собраны и проанализированы дикорастущие особи костра из луговых ценозов (в пойме р. Истры в окрестностях Павловской Слободы и в пойме р. Оки в окрестностях г. Тарусы Калужской обл.). Кроме того, нами использованы и прежние наблюдения над побегообразованием у костра в пойме Оки около Дединова Московской обл. (Серебрякова, 1956). У дикорастущих растений побегообразование изучалось тоже в течение разных сезонов и у разновозрастных особей.

Методика морфологического анализа, обычно применяемая нами, изложена в одной из предыдущих статей автора (Серебрякова, 1962).

При изучении формирования куста у костра в первый год жизни в посеве обнаружились две формы его — кустовая и корневищная, резко отличающиеся друг от друга по форме кущения (Серебрякова, 1960). Все излагаемые далее факты и закономерности относятся именно к последней, наиболее распространенной и изученной корневищной форме костра.

Закономерности побегообразования у костра безостого уже изучались рядом исследователей (Жеребина, 1931; Андреев, 1944; Knobloch, 1944; Смелов, 1947; Барышников, 1951; Lamp, 1952; Татаринова, 1953; Кошкина, 1954; Соловьева, 1958а; Борисова, 1960; Денисова, 1960; Лебедев и Боровская, 1961, и др.). Многие из уже имеющихся данных совпали с нашими, другие не подтвердились в наших исследованиях. В конечном итоге выявилась обобщенная картина онтогенеза особи и клона у корневищной формы костра безостого.

В первый год жизни у растений весеннего посева формируется главный побег с боковыми 2-го порядка, экстравагинальными, образующими к концу лета небольшой куст. Все эти побеги, в том числе и главный, обычно принадлежат к типу удлиненных вегетативных, имеют высоту 25—40 см и от 12 до 21 узла на стебле. Иногда 1—2 побега 2-го порядка, как и появляющиеся позже, к осени, побеги 3-го порядка имеют вид горизонтальных корневищ разной длины (от 2—3 до 10—15 см), к осени загибающихся кверху. Эти корневищные побеги дают начало новым парциальным кустам.[1] (Рис. 1).

[1] Термин И. Г. Серебрякова (1953), использованный уже рядом авторов (Белостоков, 1957; Соловьева, 1958а; Денисова, 1960; Борисова, 1960, и др.).

Зацветания в первый год жизни, без перезимовки, нами не наблюдалось, хотя оно отмечено для отдельных особей в весенних посевах Н. Г. Андреевым (1944), Н. К. Татариновой (1953), Е. И. Ржановой (1957), П. В. Лебедевым и Т. А. Боровской (1961). Во всяком случае у корневищной формы цветущими не становятся побеги материнского куста, обычно более слабого, чем последующие парциальные кусты.

На втором году жизни растение имеет материнский куст, состоящий из нескольких отмерших и иногда нескольких вновь образовавшихся живых побегов (рис. 2, *I*, *II*), и 2—3 (а иногда и более) дочерних парциальных куста, удаленных от материнского на некоторое (по длине корневищ) расстояние (рис. 2, *III*).

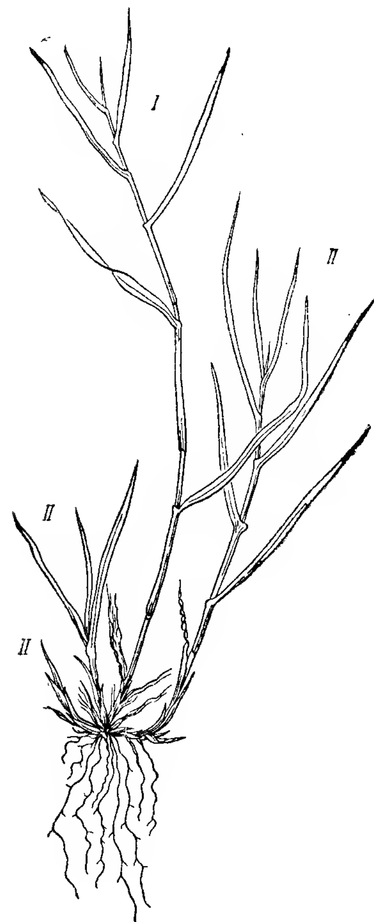


Рис. 1. Однолетний куст костра безостого (посев 23 мая 1959 г., сбор 20 августа 1959 г.).

I, *II* — порядок побега.

Новые парциальные кусты на концах корневищных побегов образуются, как правило, ежегодно и могут служить возрастным признаком: по количеству «поколений» парциальных кустов разного возраста в системе побегов можно подсчитать, сколько этой системе лет. Так, например, у растения, изображенного на рис. 2, имеется материнский куст, состоящий из отмерших побегов 1-го и 2-го порядка (*I* и *II*) и одного слабенького живого побега 3-го порядка, и три парциальных куста второго поколения — второго года жизни растения (*III*), представленные только живыми побегами 3-го и 4-го порядков; идущие от них корневища (*IV*) — зачатки кустов третьего поколения, которые разовьются на следующий год. Растение это заведомо двухлетнее — из посева 1959 г., собранное в июле 1960 г.

Систему из трех парциальных кустов разного возраста, соединенных корневищами, можно видеть на рис. 3, *А*, изображающем небольшой экземпляр костра в начале третьего года жизни (посев 1959 г., сбор 13 мая 1961 г.).

Количество парциальных кустов одного поколения у разных экземпляров сильно варьирует.

Продолжительность жизни первого материнского куста — 1—2 года; каждого последующего парциального куста — в среднем 2 года (варьирует от 1 до 3 лет, а по наблюдениям Денисовой и Борисовой — до 4 лет).

Начало парциальному кусту дает корневище *n*-го порядка, которое растет в течение лета и к середине августа, а иногда и раньше, выходит верхушечной почкой на поверхность почвы. Осенью на конце такого корневища уже имеется зачаточный (озимый) парциальный куст, представленный крупной зрелой почкой, розеточным побегом или даже небольшим удлиненным вегетативным побегом *n*-порядка и пучком зрелых почек *n*+1-го порядка на дуге укороченных междоузлий.[1] (Все это можно видеть ниже, на рис. 7 и 9). Здесь же, на дуге, к осени формируется мощная корневая система.

[1] Термин П. А. Смирнова (1958).

После перезимовки, весной, побеги и зрелые почки зачаточного парциального куста трогаются в рост (иногда за исключением главного, если он с осени был уже удлиненным или просто отмер за зиму вследствие бóльшей чувствительности к неблагоприятным условиям, чем боковые).



Рис. 2. Двухлетнее растение костра безостого (посев 23 мая 1959 г., сбор 7 июля 1960 г.).

I, *II* — остаток материнского куста (пеньки прошлогодних побегов 1-го, 2-го и 3-го порядка и один небольшой живой побег текущего года); *III* — парциальные кусты текущего года (второго года жизни растения), состоящие из побегов 3-го порядка и у правого куста — еще из 4 ортотропных побегов 4-го порядка; *IV* — корневища, частично уже начавшие выходить концом на поверхность (*слева*); они дадут начало парциальным кустам будущего года. У правого парциального куста корневища образовались в верхней части (во «втором ярусе») зоны кущения, в пазухах зеленых листьев, выше ортотропных побегов.

Все эти побеги становятся частично генеративными, частично удлиненными вегетативными. Растут они все более или менее ортотропно (рис. 3), хотя и экстравагинальны (короткокорневищны) (см. Серебрякова, 1960); поэтому молодой однолетний парциальный куст у костра в первой половине лета довольно компактен. Он состоит в это время из побегов *n*-го и *n*+1-го порядка (рис. 3, *Б*, 2 и 3 порядки), или только из побегов *n*+1-го порядка. Но может оказаться, что «куст» представлен всего одним — главным — побегом *n*-го порядка на конце корневища (рис. 3, *А*, 3 поря-

док). Это бывает в случае отсутствия с осени зрелых почек в зоне кущения или вследствие их гибели зимой.

В конце весны начинается рост горизонтальных корневищ $n+1$-го и $n+2$-го порядков, которые выходят за пределы данного парциального куста и могут дать начало новым парциальным кустам (рис. 2).

После цветения, во второй половине лета, в парциальном кусте могут развернуться еще несколько ортотропных побегов $n+1$-го или $n+2$-го порядка. Куст «обогащается» побегами летне-осеннего кущения (см. ниже, рис. 9), верхние из которых могут быть даже интравагинальными. Если же с весны в «кусте» образовался лишь один (главный) побег, то в результате этого кущения впервые образуется собственно куст.

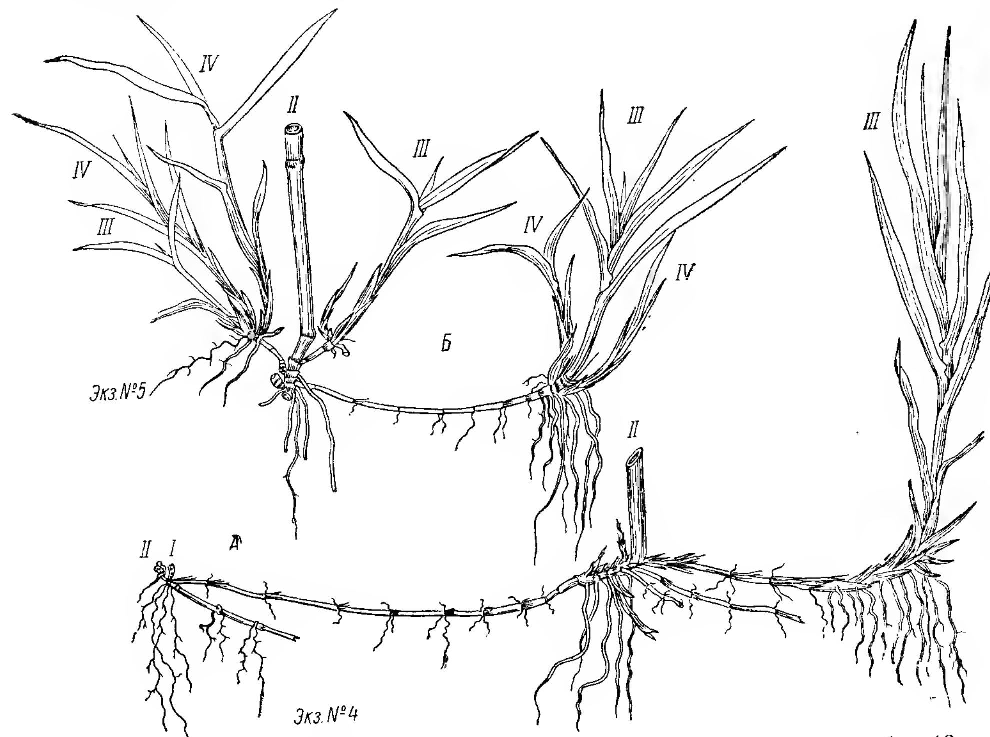


Рис. 3. Двухлетние растения костра безостого (посев 23 мая 1959 г., сбор 13 мая 1961 г.) в начале третьего сезона вегетации.

А — целое небольшое растение: *I* — остаток материнского куста 1959 г., *II* — остаток прошлогоднего парциального куста, все корневища направлены наружу, *III* — растущий главный побег парциального куста текущего года; *Б* — часть растения (уже клона): *II* — остаток прошлогоднего парциального куста, *III* — растущие главные побеги новых парциальных кустов, *IV* — боковые побеги этих кустов. Все молодые побеги в мае растут ортотропно.

На следующий, второй, год жизни данного куста все прошлогодние ортотропные побеги n-го, $n+1$-го и $n+2$-го порядков отмирают, но за счет вторичной деятельности зон кущения (Серебрякова, 1961) могут образовываться новые ортотропные побеги $n+1$-го, $n+2$-го (чаще всего), и, реже, $n+3$-го порядка, которые остаются еще в пределах данного куста и поддерживают его существование. Тем не менее в таком двухлетнем кусте обычно больше сухих пеньков, чем живых побегов (рис. 4).

На третий год, как правило, все побеги парциального куста уже отмирают и новых побегов, ни ортотропных, ни плагиотропных, больше не образуется. Остаток куста, состоящий из зон кущения входивших в него побегов (рис. 5), может уже на третий год отделиться от системы отошедших от него корневищ с новыми парциальными кустами на концах, и тогда образуется клон. Но чаще отделение мертвого куста происходит позже. В посеве оно наблюдалось обычно на четвертый год, а у дикорастущих растений можно было видеть системы корневищ 5—6-летнего возраста с сохранившейся связью между остатками парциальных кустов. Андрее-

вым (1944) также отмечено, что продолжительность существования корневищ в посеве равна 3—4 годам. Возможно, что корневища и старые зоны кущения вместе с оставшимися на них корнями в течение нескольких лет могут еще выполнять какие-то проводящие или запасающие функции, хотя такие корневища очень тонки и лишены коры. Тем не менее они сохраняют большую прочность. Для выяснения этого вопроса необходимы анатомические исследования, которые нами не проводились.

Таким образом, в составе одного парциального куста за всю его жизнь как правило не бывает побегов больше чем 3 порядка (n, $n+1$ и $n+2$), а иногда всего 2 порядка (n и $n+1$); изредка у более старых экземпляров могут быть единичные побеги $n+3$-го порядка.

Структура парциальных кустов первого и второго года жизни и образование новых зачаточных парциальных кустов показаны на схеме (рис. 6).

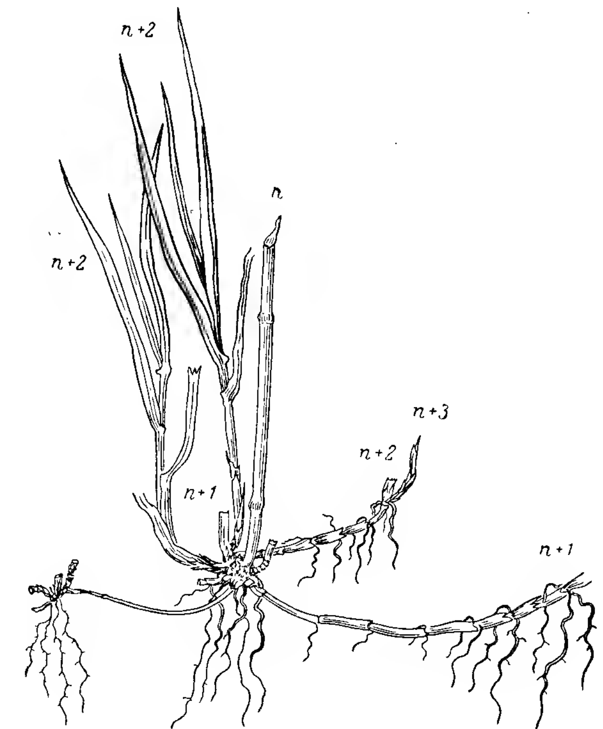


Рис. 4. Двухлетний парциальный куст четырехлетнего растения (клона), собранного 23 мая 1962 г.

Слева — остаток мертвого парциального куста, правое корневище несет на себе однолетний парциальный куст, не изображенный на рисунке; n, $n+1$ и т. д. — порядки ветвления; n — пенек главного побега парциального куста; живые побеги начиная с $n+2$-го порядка.

Формирование куста по сезонам идет следующим образом. Как уже говорилось, верхушечная почка корневища n-го порядка, вышедшая на поверхность в июле-августе, нередко к осени успевает развернуться и дает либо укороченный озимый побег с 1—3 зелеными листьями, либо небольшой удлиненный побег, отмирающий за зиму (рис. 7). Зона кущения, состоящая из 7—8 (или из 4—5) узлов на дуге укороченных междоузлий, обильно укореняется с осени. В пазухах чешуевидных листьев нижней половины зоны кущения нередко созревают и осенью выходят на поверхность почвы крупные пазушные почки $n+1$-го порядка, уже начавшие расти (рис. 8). Эти почки экстравагинальны, но обычно сразу загибаются вверх, не образуя длинных горизонтальных корневищ.

Весной, после перезимовки, новых придаточных корней не образуется, подрастают в длину только старые. Побеги растут только ортотропно (рис. 3), одновременно созревают и закладываются новые почки в зонах кущения. Главный побег куста (n-го порядка), если он перезимовал укороченным или в виде почки и не отмер почему-либо за зиму, продолжает развитие и становится, как правило, генеративным, реже удлиненным вегетативным с 20—21 стеблевыми листьями. В нижней части зоны кущения из перезимовавших зрелых почек вырастают 2—5 удлиненных побегов $n+1$-го порядка, обычно вегетативных, несущих на стебле в среднем 14—15 зеленых листьев (рис. 2, *III*, справа), реже генеративных (рис. 9). Впрочем, как сказано выше, этих побегов может и не быть (рис. 2, *III*, слева и в центре; рис. 3). В середине мая, после окончания заложения соцветий в почках генеративных осей, начинается рост новых корневищ. Очевидно, имеет место корреляция между заложением генеративных

органов и ростом органов вегетативного возобновления: последние начинают расти только по окончании формирования первых. В первую очередь образуются корневища $n+2$-го порядка из почек в зонах кущения удлиненных побегов $n+1$-го порядка. Таким образом, самые ранние побеги вегетативного возобновления, способные дать новые парциальные кусты, располагаются не на главном побеге куста (n-го порядка), а на его боковых ортотропных побегах, названных Денисовой (1960) «побегами-посредниками». Рост этих корневищ продолжается все лето, и нередко осенью, после выхода их верхушки на поверхность, они оказываются «двухтактными» или даже «трехтактными», т. е. закономерное изменение длин междоузлий на них идет по типу двувершинной или трехвершинной кривой. Каждый «такт» (короткие—длинные—короткие) состоит из 5—9, а в среднем — из 7 междоузлий. На первом «такте», т. е. на протяжении первых 7 междоузлий, корневища никогда не ветвятся (что было отмечено Борисовой, 1960), на втором и третьем «тактах» ветвление наблюдается почти всегда. Ветви корневища формируются в августе-сентябре и тоже выходят почкой на поверхность (рис. 8).

Рис. 5. Остаток парциального куста без живых надземных побегов.

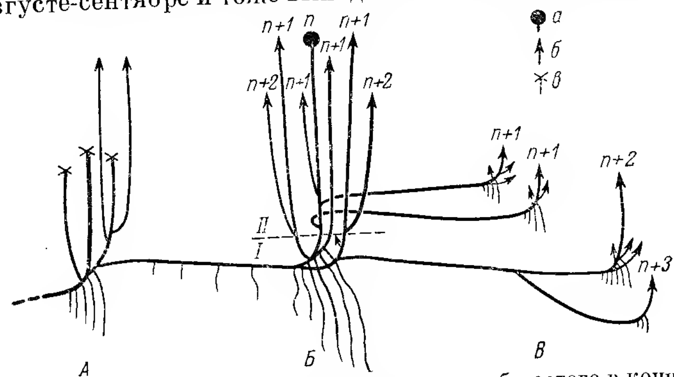


Рис. 6. Схема парциальных кустов у костра безостого в конце вегетационного периода.

А — двухлетний парциальный куст (прошлого года) с двумя живыми побегами; *Б* — однолетний парциальный куст (текущего года) с главным побегом n-го порядка; *В* — зачатки парциальных кустов будущего года на концах корневищ. У побега n-го порядка двухъярусная зона кущения: *I* — первый ярус (несет ортотропные весенние побеги), *II* — второй ярус (несет корневища и один ортотропный побег, развившиеся летом и осенью). Нижний побег $n+1$-го порядка — типичный «побег-посредник», образовавший корневище $n+2$-го порядка. *а* — соцветие; *б* — вегетативная верхушка побега или почка; *в* — пенек отмершего побега.

В середине лета, после цветения, внутри парциального куста образуются новые побеги летне-осеннего кущения. Они располагаются в верхней части зоны кущения главного побега парциального куста и в зонах

кущения его боковых «побегов-посредников», т. е. относятся к $n+1$-му и $n+2$-му порядкам (рис. 9). Это или ортотропные удлиненные вегетативные побеги с 7—10 зелеными листьями, остающиеся в пределах данного парциального куста, или новые корневища $n+1$-го порядка, в числе 1—3, идущие обычно из пазух зеленых (розеточных) листьев. Почки, дающие им начало, развились и созрели в течение весны—лета.

Таким образом, зона кущения главного побега парциального куста (n-го порядка) может стать «двухъярусной» с очень характерным чередованием побегов: внизу, в пазухах чешуевидных листьев, располагаются ортотропные побеги $n+1$-го порядка, а выше, в пазухах зеленых листьев, — корневища $n+1$-го порядка (рис. 2, справа, рис. 6, рис. 9). Это же отмечалось Н. А. Соловьевой (1958б) для *Agropyrum repens* и противоречит данным В. Г. Барышникова, утверждающего, что корневища у костра могут образоваться только в пазухах чешуевидных листьев и только в нижней части зоны кущения, и данным Палмера (Palmer, 1958), дающего жесткую схему кущения *A. repens.* Но вообще распределение плагиотропных и ортотропных побегов в зонах кущения может очень сильно варьировать и связано в первую очередь, видимо, не с характером кроющих листьев и стадийной разнокачественностью (Барышников, 1951), а с временем образования побегов кущения и корреляциями внутри куста. Два типа парциальных кустов — с «одноярусной» и «двухъярусной» зонами кущения — можно видеть у одного и того же растения, например на рис. 2 (слева и справа).



Рис. 7. Однолетний парциальный куст растения, собранного в октябре. Главный побег куста скошен (остался пенек). На концах корневищ в течение конца лета—осени образовались удлиненные вегетативные побеги (листья их обрезаны).

Таким образом, корневища в кусте с главным побегом n-го порядка образуются сначала как оси $n+2$-го порядка (на побегах-посредниках), а несколько позже — на самом главном побеге, т. е. как оси $n+1$-го порядка. Началом нового парциального куста может послужить ось $n+1$-го, $n+2$-го и даже $n+3$-го порядка, если двух-трехтактное корневище успело осенью разветвиться (рис. 6, рис. 8).

Корневища растут в течение всего лета. К осени рост у всех корневищ становится ортотропным. Это отмечено Лэмпом (Lamp, 1952), Палмером (Palmer, 1958), Борисовой (1960) и другими. Весной, после перезимовки, рост также только ортотропный (рис. 3, *Б*). Длина корневищ тем меньше, чем позже они образовались. Образование новых корней, особенно мощ-

ных на дугах укороченных междоузлий, происходит во второй половине лета и осенью, но не весной.

Конкретно, если проследить смену порядков осей в кустах и клонах первых трех лет жизни, то получается следующая картина: в первый год образуется куст из побегов 1-го и 2-го порядков, начало новым пар-циальным кустам к осени дают корневища 2-го или, чаще, 3-го порядка; на второй год новые кусты формируются из побегов 2-го и 3-го или 3-го и 4-го порядков, а новые корневища могут быть соответственно 3-го и 4-го (иногда 5-го) или 4-го и 5-го (иногда 6-го) порядков; на третий год, соответственно, новые кусты могут состоять максимум из побегов 6-го

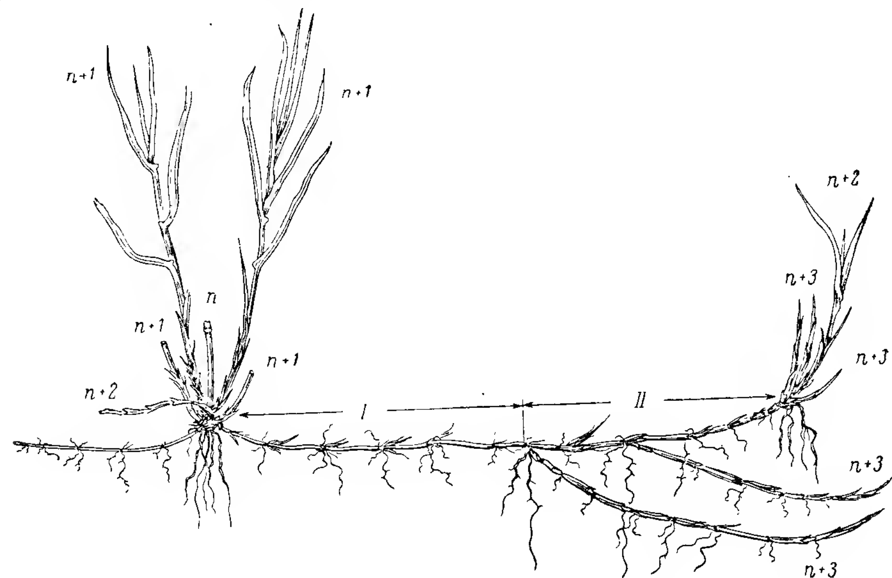


Рис. 8. Однолетний парциальный куст растения, собранного в октябре. Весенние побеги куста скошены.

Ортотропные побеги $n+1$-го порядка образовались за счет летне-осеннего кущения. Правое корневище $n+2$-го порядка образовалось на побеге-посреднике $n+1$-го порядка; оно двухтактное (*I* — 1-й такт, *II* — 2-й такт), на его конце зачаток «озимого» куста будущего года: $n+2$ — укороченный вегетативный побег, $n+3$ — тронувшиеся в рост зрелые почки. На 2-м такте корневище ветвится; корневища $n+3$-го порядка могут дать начало «яровым» кустам будущего года.

и 7-го порядков, минимум — из побегов 3-го и 4-го порядков, а чаще всего из побегов 4-го и 5-го или 5-го и 6-го порядков.

Таким образом, в системе побегов ежегодно прибавляется в среднем по 2 порядка новых надземных побегов (минимум — по одному, максимум — по три порядка). Весеннее побегообразование идет за счет почек, заложившихся, созревших и иногда начавших рост в предыдущем году, а летне-осеннее побегообразование — за счет почек, сформировавшихся в текущем году. Этим подтверждаются и наши более ранние наблюдения (Серебрякова, 1956) и наблюдения Лэмпа (Lamp, 1952).

При развитии кустов бывает очень резко выражено «правило центробежного развития» корневищ (Смирнов, 1958). Оно проявляется в том, что корневища растут только к периферии куста и клона, а внутрь куста обращены только ортотропные побеги. При нормально двурядном расположении почек корневища образуются как правило, из почек наружной стороны зоны кущения, а «внутренние» почки или дают ортотропные побеги, или недоразвиваются. Но иногда и из «внутренних» почек возникают корневища, которые сразу меняют направление роста и поворачивают наружу (рис.6).

Емкость почек у костра в течение всех фаз развития побегов довольно велика (Серебрякова, 1961). Зрелая закрытая почка содержит под предлистом в среднем 7 листовых зачатков, включая примордии. В фазе раз-

вертывания низовых листьев такая емкость почки сохраняется, в фазе развертывания розеточных зеленых листьев — может повышаться до 8—9 зачатков, а в период роста ортотропного удлиненного вегетативного побега падает до 5—6 зачатков.

Любопытно, что количество узлов на побегах разного типа и разного времени образования у костра варьирует не плавно, а «скачкообразно» и часто бывает кратно 7—8, т. е. емкости почек. Удлиненные вегетативные побеги имеют или 20—21, или 14—15, или 7—8 узлов; корневища — или 6—7 узлов (однотактные), или 14—15 (двухтактные), или 20—21 (трехтактные); генеративный побег всегда несет на стеблевой части 7



Рис. 9. Крупный парциальный куст трехлетнего растения, собранного в августе в зоне кущения расчленен, крупные корни удалены.

I, II, III IV — порядки побегов. *I* — главный побег парциального куста, удлиненный вегетативный, в зоне кущения 7 узлов, на стебле 14 листьев; II_1—II_4 — почти ортотропные (приподнимающиеся) генеративные побеги нижнего яруса зоны кущения (выросли весной одновременно с главным в пазухах чешуевидных листьев), II_1, II_2, II_4 — побеги-посредники, так как на них растут корневища 3-го порядка. Ортотропные побеги 3-го порядка образовались летом (летне-осеннее кущение); II_5, II_6, II_7 — побеги второго яруса зоны кущения, в пазухах зеленых розеточных листьев начали расти в конце лета; II_6 — типичное корневище.

узлов и обычно 7 узлов в метелке; число узлов зон кущения крупных побегов также достигает 7—8 (минимально 3—4 узла). Подобные же числовые соотношения были выявлены Лэмпом (Lamp, 1952), проводившим наблюдения над побегообразованием у костра в окрестностях Чикаго. Его обширный статистический материал (проанализировано свыше 1300 побегов) показал, что среднее число удлиненных междоузлий и стеблевых листьев на генеративных побегах было 7 (средние 7.0 и 6.6), а на вегетативных — 14 (средние 13.8 и 14.2). Общее число узлов с настоящими листьями, включая розеточную часть побега, для озимых генеративных побегов составляло в среднем 16.1, для яровых 8.3; для озимых вегетативных побегов в среднем 21.9, для яровых 15.1. Количество зачаточных листьев, скрытых во влагалище последнего листа, включая примордии (т. е. емкость почки), по данным Лэмпа, колебалось от 5 до 8, составляя в среднем в разные сроки от 5.9 до 7.0. Он утверждает, что число листьев на побеге зависит от времени его развертывания и длительности жизни. Наши наблюдения позволяют согласиться с этим выводом. Но характер корреляции между емкостью почек и числом

узлов на побегах разных типов, причины некоторой цикличности в изменении числа узлов еще неясны и заслуживают более внимательного исследования; тем более, что здесь, по предварительным данным, намечаются существенные отличия между корневищными и кустовыми злаками.

Материал, собранный в разное время в поймах Истры и Оки, показал, что побегообразование и формирование новых парциальных кустов в природных условиях идет по тому же типу, что и в посеве. Но экологические условия резко сказываются на размерах, направлении роста и количестве побегов. Например, у костра, растущего в прибрежной полосе, где после разлива откладывается толстый слой песка (10—15 см и более), корневища очень длинные и направлены не горизонтально, а косо вверх. У растений, живущих в густом травостое сильно задерненного незаливаемого луга, надземные побеги развиваются слабее и парциальные кусты содержат меньше побегов, а корневища короче. Оптимально развиты кусты и корневища у костра, растущего по склонам прируслового вала с не очень толстым слоем наилка. Здесь обычно образуются чистые костровники или костер согосподствует с другими корневищными злаками: задернение почвы здесь минимальное. Интересно, что на Оке, в районе г. Тарусы, у костра безостого, растущего в прирусловой части поймы, на корнях были обнаружены клубеньки, по внешнему виду сходные с корневыми клубеньками лисохвоста *Alopecurus pratensis* и бобовых. Детального исследования этих клубеньков не производилось. Упоминаний о них в литературе нами не встречено.

Что касается возрастных различий у дикорастущего костра, то о них можно говорить пока провизорно. Семенное возобновление костра в пойме, видимо, довольно сильно подавлено. Было найдено несколько молодых экземпляров семенного происхождения не старше 4-летнего возраста, у которых было заметно «начало координат» — остатки первого материнского куста с главным побегом. Большинство выкопанных растений представляло собой части клонов с возрастом сохранившейся системы побегов от 4 до 6 лет. Абсолютный возраст их определить не удалось, но среди таких взрослых особей вегетативного происхождения, взятых в одних и тех же экологических условиях, можно наметить две группы. Одна группа характеризуется тем, что молодые парциальные кусты несут довольно много (4—6) относительно крупных побегов и активно образуют новые корневища, а в общей системе корневищ возрастом в 3—5 лет имеются немногочисленные остатки старых кустов и двухлетние еще живые кусты. У особей другой группы живые парциальные кусты имеют всего 1—2 новых ортотропных побега и много пеньков отмерших побегов, т. е. возраст этих парциальных кустов уже 2—3 года; новых корневищ у них не образуется, а в системе сохранившихся старых корневищ имеются многочисленные остатки небольших слабых отмерших кустов. Возраст сохранившейся системы корневищ в этой группе больше, обычно до 6 и даже 7 лет. Следует полагать, что различия этих двух групп возрастные; особи первой группы можно назвать средневозрастными, а второй — стареющими.

Таким образом, в популяции костра безостого в посеве и в естественном ценозе, по-видимому, можно различать следующие возрастные группы (1—7), выделяемые нами на основе деления, предложенного Т. А. Работновым (1950) и детализированного в некоторых более поздних работах (Персикова, 1959; Трулевич, 1960; Жукова, 1961).

1) Покоящаяся зерновка.

2) Проросток (всход) с живым колеоптилем.

3) Ювенильное растение — одностебельное, до начала кущения, листья значительно мельче, чем у взрослых особей, колеоптиль засох.

4) Прематурное (полувзрослое) растение — от начала кущения до первого цветения, которое обычно наступает только после перезимовки. По характеру листьев уже имеет облик взрослого растения, может давать корневища.

Эти четыре возрастных периода проходят у костра в посеве очень быстро — в течение одного вегетационного периода плюс зима (редко костер ведет себя как яровое). В луговом ценозе, возможно, эти возрастные периоды продолжаются дольше, но прямых наблюдений такого рода у нас нет.

5) Молодое генеративное (или вегетативное) растение, в возрасте от 1 до 3—4 лет, до образования клона; связь между парциальными кустами сохраняется через остаток первого материнского куста.

6) Средневозрастное генеративное (или вегетативное) растение (часть клона); в сохранившейся системе побегов больше живых кустов, чем мертвых; в кустах — значительное число новых побегов, образуются новые корневища. Побеги крупные, сильные.

7) Стареющее генеративное (или вегетативное) растение (часть клона): в сохранившейся системе побегов больше мертвых кустов, чем живых; у живых кустов мало новых побегов и не образуется новых корневищ. Живые побеги небольшие, слабые.

Стареющие растения могут быть вегетативными уже вследствие окончательной потери ими способности к цветению; молодые и средневозрастные особи нередко бывают вегетативными по каким-то внешним или внутренним причинам, обусловливающим то более обильное, то более скудное цветение костра (в разные годы и на разных участках луга).

Последние три возрастные группы в совокупности соответствуют группе взрослых (половозрелых) растений по Работнову. Необходимость подразделения взрослых растений на более мелкие возрастные группы выявлена еще в работе Пошкурлат (1941) о строении и развитии дерновины чия. Группы молодых, средневозрастных и стареющих взрослых растений выделены Трулевич (1960) у полыни тяньшанской и типчака, Жуковой (1961) у луговика дернистого (щучки).

Старых, сенильных, растений (в смысле Работнова) у костра безостого пока не удалось обнаружить.

Предложенное деление на возрастные группы для костра следует считать предварительным. Но можно думать, что эти группы отражают существенные черты большого жизненного цикла многолетних корневищных злаков, рано образующих клон.

Резюмируя все выше изложенное, можно сделать следующие выводы:

1. Формирование куста и клона у костра безостого идет примерно однотипно как в посеве, так и в естественном луговом ценозе.

2. Растение костра представляет собой многолетнюю систему сменяющихся парциальных кустов. Парциальный куст состоит из более или менее ортотропных обычно экстравагинальных побегов, а корневищные плагиотропные побеги дают начало новым парциальным кустам на некотором расстоянии от материнского.

3. Новые парциальные кусты образуются ежегодно; количество поколений кустов может служить возрастным признаком (обычно одно поколение в год). Общее количество кустов одного поколения сильно варьирует.

4. Продолжительность жизни одного парциального куста в среднем 2 года (1—3). Продолжительность жизни составляющих его монокарпических побегов — один вегетационный период (моноциклические побеги; Серебряков, 1952, 1959) или полтора вегетационных периода (озимые).

5. Клон образуется на 3-м—4-м году жизни растения. В дальнейшем в системе побегов сохраняются корневища и остатки кустов за 4—6 лет.

6. В составе одного парциального куста обычно не бывает более 3 порядков побегов. Общее же число побегов сильно варьирует.

7. Распределение ортотропных и корневищных побегов в зоне кущения каждого материнского побега может быть разным и определяется в основном временем образования побегов и правилом центробежного развития корневищ. В одноярусной («яровой») зоне кущения нижние побеги обычно корневищные, верхние — ортотропные; в двухъярусной («озимой») — нижние побеги ортотропные, верхние — частично плагио-

тропные, частично ортотропные. Плагиотропные побеги всегда растут к периферии куста и клона.

8. Плагиотропный рост наблюдается в конце весны и летом, начинаясь после заложения соцветий на конусах нарастания генеративных побегов. В конце лета направление роста меняется на ортотропное (концы корневищ выходят на поверхность, происходит «вторичное кущение» в пределах парциальных кустов). Рано весной побеги растут только ортотропно.

9. Количество узлов на побегах разных типов варьирует в зависимости от времени образования и продолжительности жизни побега, но «скачкообразно» (7, 14, 21 и т. п.) и коррелирует с емкостью почки.

10. В пределах популяции костра безостого можно выделить возрастные группы, признаки которых намечены. Но характеристика этих групп еще требует уточнения с учетом влияния экологических условий, накладывающегося на возрастные различия.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Н. Г. (1944). Костер безостый и его агробиологические особенности.
Тр. Саратовск. зоовет. инст., 11. — Барышников В. Г. (1951). О природе побе-
гов у злаков корневищного и рыхлокустового типа. В сб. статей по вопросам кормопро-
изводства (к 10-летию со дня смерти акад. Вильямса). — Белостоков Г. П.
(1957). К побегообразованию плотнокустовых злаков. Бот. журн., 8. — Бори-
сова М. А. (1960). Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи
Курской области. Вопросы биолог. раст. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. По-
темкина, 57, каф.бот., 4. — Денисова Г. М. (1960). Побегообразование и сезон-
ное развитие некоторых злаков на поемных лугах низовий Северной Двины. Вопросы
биолог. раст. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 57, каф. бот., 4. —
Жеребина З. Н. (1931). Опыт ботанико-агрономического изучения костра безо-
стого (*Bromus inermis* Leyss.). Тр. по прикл. бот. и селекц., 25, 2. — Жукова Л. А.
(1961). Особенности возрастных изменений луговика дернистого. В сб.: Морфогенез
растений, I. — Кошкина Е. Ф. (1954). Ритм развития луговой растительности ни-
зовий Дона. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 37, каф. бот., 2. —
Лебедев П. В. и Т. А. Боровская. (1961). Влияние азота и влажности почвы
на побегообразование и продуктивность костра безостого. Бот. журн., 9. — Перси-
кова З. И. (1959). Формирование и жизненный цикл некоторых дерновинных зла-
ков. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки. — Пошкурлат А. П. (1941).
Строение и развитие дерновины чия. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина,
30, 1. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых ра-
стений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Ржа-
нова Е. И. (1957). Биологические основы культуры многолетних злаков. — Се-
ребряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. —
Серебряков И. Г. (1953). Проблемы морфологии вегетативных органов покрыто-
семенных. Автореф. диссерт. — Серебряков И. Г. (1959). Типы развития побе-
гов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Вопросы биолог. раст.
Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 100, каф. бот., 5. — Сереб-
рякова Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития растений за-
ливных лугов Средней Оки. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, 97, каф.
бот., 3. — Серебрякова Т. И. (1960). О двух формах кущения у костра безостого
(*Bromus inermis* Leyss.) в первый год жизни. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 5. —
Серебрякова Т. И. (1961). Некоторые закономерности формирования почек
и побегов у луговых злаков. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 4. — Серебря-
кова Т. И. (1962). Побегообразование и формирование куста овсяницы луговой
(*Festuca pratensis* Huds.) в первый год жизни. Бюлл. МОИП, 67, 6. — Смелов С. П.
(1947). Биологические основы луговодства. — Смирнов П. А. (1958).
О *Hierochloa odorata* авторов среднерусской флоры. Бюлл. МОИП, отд. биолог.,
63, 5. — Соловьева Н. А. (1958а). Формирование и развитие побегов и куста
некоторых корневищных злаков на пойменных лугах среднего течения реки Оки.
Автореф. диссерт. — Соловьева Н. А. (1958б). К изучению формирования и раз-
вития *Agropyrum repens*. ДАН СССР, 122, 3. — Татаринова Н. К. (1953).
Формирование куста лугового злака в первые годы его жизни. Автореф. диссерт. —
Трулевич Н. В. (1960). Изучение возрастного состава популяций растений зла-
ково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности. Вопр. географ., сб. 48-й. —
Knobloch I. W. (1944). Development and structure of *Bromus inermis* Leyss. Iowa
State Coll. Journ. Sci., 19, 1. — Lamp H. F. (1952). Reproductive activity in *Bromus
inermis* in relation to phases of tiller development. Bot. Gaz., 113, 4. — Palmer J. H.
(1958). Studies in the behaviour of the rhizome of *Agropyron repens* (L.) Beauv. I. The
seasonal development and growth of the parent plant and rhizome. New Phytologist,
57, 2.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

TILLERING AND CLONE-FORMATION IN THE SMOOTH BROME-GRASS *BROMUS INERMIS* LEYSS.

By T. I. Serebriakova

SUMMARY

The article comprises a description of the tillering and clone-formation in the rhizomatous form of *Bromus inermis* in an artificially sown pure sward observed during four years of life, as well as some generalizations concerning the observations of tillering in this species under the conditions of the meadow phytocoenoses. The structure and longevity of the partial tuft and the separate monocarpic shoots are established, as well as the approximate longevity of the rhizomes and the time of the clone-formation. The distribution and the seasonal character of growth of the orthotropic and plagiotropic shoots in the zone of tillering are analysed in detail. A tentative subdivision of the natural population of *B. inermis* into age groups is proposed.

———————

УДК (471.4) : 581.586.53 : 634.948 : 581

В. В. Благовещенский

ПЕСЧАНЫЕ СТЕПИ В РАЙОНАХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

С 3 рисунками

(Получено 7 VI 1962)

На Приволжской возвышенности имеется много сосновых лесов. Большие площади их находятся в Ульяновской, Пензенской и Саратовской областях, в Мордовской АССР, в правобережной части Куйбышевской области и в ряде других районов. Эти леса имеют большую народохозяйственную ценность как со стороны лесоэксплуатационной, так и с точки зрения их водоохранного значения.

Уже с давних пор леса Приволжской возвышенности, в том числе и сосновые леса, находятся под воздействием хозяйственной деятельности человека. Одним из результатов деятельности человека является возникновение так называемых песчаных степей. Настоящая работа посвящена характеристике песчаных степей Приволжской возвышенности. Материалы о песчаных степях были собраны автором при полевом исследовании сосновых лесов за период с 1947 по 1961 г. преимущественно в пределах Ульяновской области и отчасти в соседних областях. Знакомство с соответствующей литературой (Келлер, 1901; Назаров, 1929; Ланина, 1953) показывает, что сделанные выводы применимы в общем ко всем районам сосновых лесов Приволжской возвышенности.

Появление песчаных степей связано главным образом с рубками сосновых лесов, а также с лесными пожарами. Сосна, как известно, размножается только семенным путем, поэтому ее естественное возобновление на вырубках сильно затруднено. Но в условиях песчаных почв на вырубках и гарях быстро появляются представители песчаной степи — ксерофитные травянистые однолетники и многолетники, полукустарнички и кустарники. В результате на месте соснового леса, возникает вторичная песчаная степь. На Приволжской возвышенности песчаные степи и имеют только такое вторичное происхождение. Но вообще формирование песчаных степей может происходить различными путями. В одних случаях песчаная степь возникает непосредственно на вырубке сразу после сведения соснового леса. Это особенно часто наблюдается на склонах южных экспозиций, где возобновление сосны естественным путем обычно не происходит совсем. Но иногда появление песчаной степи подготовляется еще до полного сведения соснового леса. Это бывает при выборочных рубках, когда древостой сильно изреживается. Если в таком изреженном сосняке нет обильного возобновления сосны, туда проникают степные растения. При вырубке леса сразу возникает песчаная степь. В прошлом, при недостатке пахотных площадей, более выровненные места вырубки соснового леса распахивались и использовались как сельскохозяйственные угодия. Это поощрялось работниками лесного хозяйства, более того, они вели пропаганду среди местного населения за временное сельскохозяйственное использование вырубок, так как тем самым облегчалось искусственное разведение сосны в дальнейшем. Но поскольку на бедных песчаных почвах урожаи были очень низкие, эти участки быстро забрасывались и становились залежью иногда после первого же года пользования. Такие залежи сначала зарастали

сорняками, но последние скоро вытеснялись степными растениями и на их месте возникала песчаная степь. Вблизи населенных пунктов песчаные степи залежного происхождения часто занимают очень большие площади. Возникновение песчаной степи во многих случаях бывает связано с интенсивным выпасом скота на вырубках. Скот разрушает поверхность почвы, что тоже ведет к появлению песчаной степи. Песчаные степи такого происхождения также особенно распространены вблизи населенных пунктов. Наконец, появление песчаных степей могло быть следствием пожаров в сосновых лесах, если после пожаров не происходило возобновления сосны или других древесных пород. В настоящее время лесные пожары сравнительно редкое явление, но в дореволюционный период и в период гражданской войны в сосновых лесах Приволжской возвышенности они случались часто и это способствовало появлению песчаных степей.

Во всех указанных случаях песчаные степи возникают главным образом на местообитаниях сосновых лесов зеленомошников; а из числа последних они сменяют преимущественно сосняки брусничники, которые занимают чистые песчаные почвы, где грунтовые воды залегают довольно глубоко. Поэтому на вырубках после боров брусничников создаются особенно благоприятные условия для формирования песчаной степи. Вместе с тем боры брусничники самая распространенная ассоциация сосняков зеленомошников на Приволжской возвышенности. Разумеется, особенно благоприятные условия для образования песчаной степи возникают после рубки лишайниковых боров — наиболее сухих сосняков, где возобновление сосны сильно затруднено. Но, как показывают наблюдения, тип боров беломошников на Приволжской возвышенности в большинстве случаев является вторичным (Спрыгин, 1931; Благовещенский, 1958). Первичные беломошники, возможно, имеются лишь на вершинах возвышенностей и на южных склонах, поэтому площадь их невелика. Большая же часть боров беломошников образуется на месте брусничных сосняков при неполном возобновлении сосны. Таким образом, сосновые леса беломошники и песчаные степи Приволжской возвышенности генетически очень близки: первые образуются при неполном возобновлении сосны на вырубках, вторые — при отсутствии такого возобновления. И действительно, в таких вторичных борах беломошниках часто можно видеть элементы песчаной степи и, напротив, во вторичных песчаных степях — элементы бора беломошника.

Таким образом, песчаные степи появились как результат нерационального ведения лесного хозяйства, когда своевременно не принимались меры к возобновлению сосны на вырубках и гарях, производилась неразумная распашка песчаных территорий, практиковался бессистемный выпас скота. Большая часть участков песчаной степи образовалась еще в дореволюционное время. Но много их появилось в период гражданской войны и, наконец, в период Великой Отечественной войны (особенно в массивах соснового леса, прилегающих к железнодорожным магистралям, где сосна вырубалась в широких масштабах). В послевоенный период произведена большая работа по облесению сосной территорий песчаной степи, но много необлесенных или слабо облесившихся участков остается и сейчас. Поэтому и до настоящего времени песчаные степи остаются широко распространенными в районах сосновых лесов Приволжской возвышенности.

Нужно сказать, что научному изучению песчаных степей не уделяется должного внимания. Во многих работах, в особенности по лесоводству, и всегда в лесохозяйственных планах и отчетах песчаные степи обозначаются неопределенными терминами «пустыри» или «пустоши», которые почти ни о чем не говорят. Между тем выяснение природы песчаных степей не только важно теоретически, но и имеет и большое значение для практики лесного хозяйства.

Что же из себя представляют вторичные песчаные степи? Песчаные степи заняты специфической степной растительностью. Растения, обра-

зующие песчаностепные ассоциации, относятся к экологической группе псаммофитов, которые могут быть облигатными и факультативными. Наиболее типичные псаммофиты не только могут жить на песках, но способны переносить подвижность песчаного субстрата. После рубок сосновых лесов подвижные пески возникают чаще всего в результате неумеренной пастьбы скота на вырубках, но они образуются и при распашке песчаных территорий. И в том и в другом случае начинается ветровая эрозия. Некоторые районы Приволжской возвышенности изобилуют подвижными разбитыми песками.

Сильно разбитые и подвижные пески могут быть совсем лишены растений. Но чаще на них поселяются псаммофиты, способные более или менее хорошо переносить засыпание песком. При устранении или хотя бы ослаблении выпаса такие растения не только заселяют открытые пески, но и постепенно закрепляют их. Закреплять пески с успехом могут только те псаммофиты, которые обладают определенными биологическими особенностями (Благовещенский, 1955). Важнейшими свойствами растений, закрепляющих пески, следует считать наличие у них способности к интенсивному вегетативному или семенному размножению, обладание мощной системой подземных органов (корней, корневищ) и устойчивость против засыпания песком. Также большое значение имеет стойкость этих растений к выпасу. На Приволжской возвышенности наиболее эффективными закрепителями песков являются гвоздика песчаная *Dianthus arenarius*, чабрец Палласа *Thymus pallasianus*, овсяница Беккера *Festuca beckeri* и цмин песчаный *Helichrysum arenarium*. Могут иметь пескоукрепительное значение и другие растения — лапчатка песчаная *Potentilla arenaria*, тонконог сизый *Koeleria glauca*, кохия песчаная *Kochia arenaria* и другие, но они чаще свойственны неподвижным пескам.

Самым лучшим закрепителем песков, на наш взгляд, является гвоздика песчаная. Это небольшой полукустарничек, образующий довольно плотные дерновинки и подушки (рис. 1). Песчаная гвоздика очень энергично и успешно размножается семенным путем; ее семена хорошо прорастают в песке и проросток быстро укореняется. Поэтому она с успехом селится даже на совсем открытых песках. Песчаная гвоздика хорошо переносит засыпание песком. Хорошим закрепителем песков является и другой полукустарничек — чабрец Палласа. Он размножается не только семенами, но и весьма успешно вегетативным путем. Чабрец имеет ползучие укореняющиеся стебли, поэтому дерновинки его сильно разрастаются и дают начало новым дерновинкам. Засыпание песком он переносит тоже хорошо. Овсяница Беккера — плотнокустовой злак, образующий крупные дерновины и обладающий чрезвычайно мощной мочковатой корневой системой, благодаря которой, а также успешному семенному размножению, он является хорошим закрепителем песков. Кроме того, эта овсяница довольно устойчива и к засыпанию песком. К числу хороших закрепителей песков следует отнести и песчаный цмин, хотя он и не образует плотных дерновинок или подушек. Но цмин прекрасно размножается семенным путем даже на совершенно открытых и перевеваемых песках и может размножаться вегетативно. Закрепителями песков могут быть лапчатка песчаная, имеющая разветвленные корневища, и однолетник кохия песчаная, но чаще эти растения встречаются на уплотненных песках.

В результате закрепления песков псаммофитами формируются различные ассоциации песчаной степи. Однако чаще эти ассоциации возникают сразу на неразбитых песках, если вырубки не подвергались выпасу или распашке. Наконец, они могут возникать и на залежах. Поэтому разнообразие ассоциаций песчаной степи довольно велико и оно определяется многими обстоятельствами: прошлой историей участка, степенью уплотненности песка, условиями рельефа и т. п.

На песках полузакрепленных формируются ассоциации псаммофитов — закрепителей песков. Это ассоциация овсяницы Беккера, ассоциация песчаной гвоздики (рис. 2), ассоциация чабреца Палласа, ассоциация

песчаного цмина и переходные между ними ассоциации. Они отличаются обычно значительной разреженностью травостоя и бедным видовым составом. Но все эти растения — первоначальные закрепители песков — принимают то или иное участие в песчаностепных ассоциациях и на неподвижных песках. Особенно велико участие в очень многих ассоциациях, как на рыхлых, так и на плотных песках, овсяницы Беккера. Кроме упомянутой ассоциации с доминированием только овсяницы Беккера, часто приходится наблюдать овсяницево-чабрецовую ассоциацию, где покрытие почвы растительностью может доходить до 50—60%. Одной из распространенных ассоциаций песчаной степи является ассоциация овсяницево-тонконоговая, где в одинаковой степени доминируют ов-

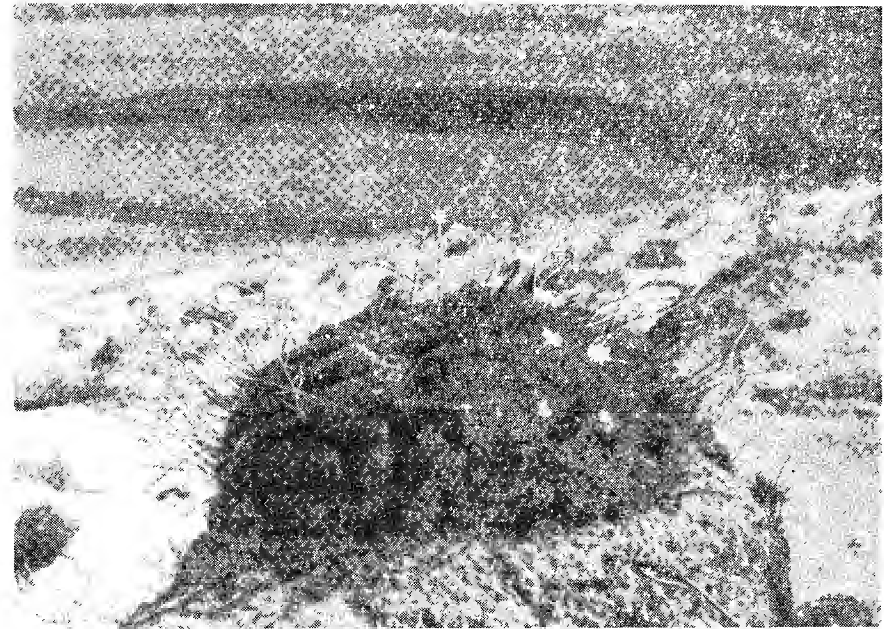


Рис. 1. Подушка гвоздики песчаной.

сяница Беккера и тонконог сизый. Она встречается в самых различных условиях рельефа на вполне неподвижных песках. Очень характерно присутствие в этой ассоциации видов кладонии; иногда почва до 30% покрыта этими лишайниками, что свидетельствует о генетической связи данной ассоциации с сосняками беломошниками. Необходимо еще указать на овсяницево-ковыльную ассоциацию, в которой наряду с овсяницей Беккера доминирует ковыль Иоанна *Stipa joannis*. Она свойственна склонам южных экспозиций, на которых песок обычно уплотнен. Присутствие ковыля указывает на более значительный возраст таких участков песчаной степи. Покрытие почвы растительностью здесь доходит до 70%. Реже встречается ассоциация, где единственным доминантом является ковыль Иоанна. Она занимает южные склоны и представляет собой наиболее позднюю стадию развития песчаной степи. Песчаная степь переходит в ковыльную стадию только в том случае, если на данной территории не производится усиленного выпаса, так как ковыль к выпасу мало стоек. Сосновых пней в ковыльной ассоциации обычно уже нет совсем.

Другая важная группа ассоциаций песчаной степи — это ассоциации с доминированием тонконога сизого, которые на Приволжской возвышенности распространены очень широко. Ассоциации тонконога могут занимать полузакрепленные пески на южных склонах, но чаще они встречаются на уплотненных песках склонов разных экспозиций и на выров-

ненных местах. Одна из обычных ассоциаций — тонконоговая, с доминированием одного тонконога сизого. Она типична для более уплотненных песков и часто встречается на выровненных местах. Близкой к ней является ассоциация тонконогово-политриховая. Ее отличительная особенность — наличие хорошо выраженного наземного яруса из кукушкина льна волосоносного *Polytrichum piliferum* при очень разреженном травяном ярусе. В целом ряде случаев травяной ярус практически отсутствует и тогда правильнее говорить об ассоциации политриховой. Кукушкин лен волосоносный обычно затягивает почву сплошь или почти сплошь, не оставляя свободных промежутков. Несмотря на свои небольшие размеры (1—3 см высоты), этот мох прекрасно укрепляет пески, так как его стебельки плотно прилегают друг к другу и как бы цементируют

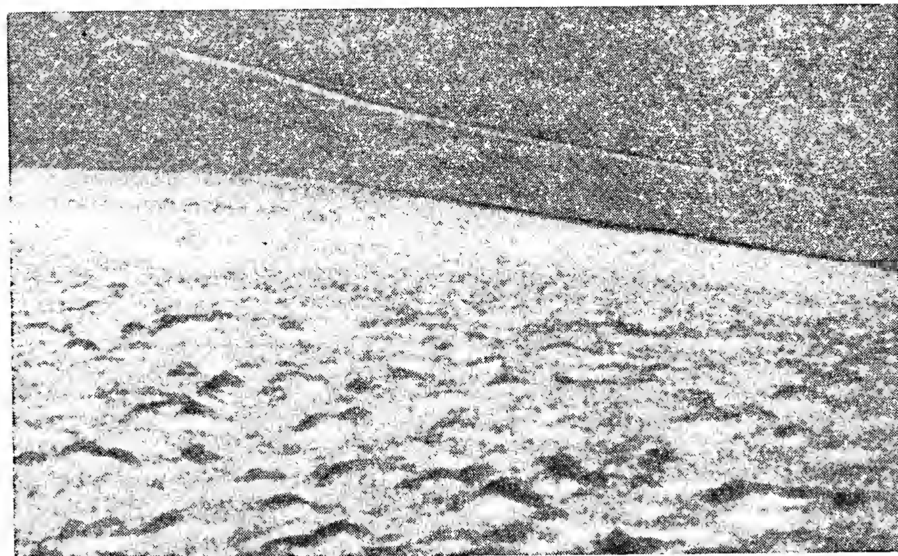


Рис. 2. Ассоциация песчаной гвоздики.

субстрат. Существенно и то, что кукушкин лен весьма стоек к вытаптыванию скотом; только при слишком большом скотобое моховой ковер разрушается. Среди мохового ковра могут встречаться и пятна лишайников. Тонконогово-политриховые и политриховые ассоциации очень распространены на Приволжской возвышенности и нередко занимают огромные площади; они представляют собой одну из поздних стадий развития растительности песчаной степи. На участках этих ассоциаций чаще всего нет и следов пней или они почти полностью разрушились. Тонконогово-политриховая и политриховая ассоциации генетически довольно близки ко вторичным борам беломошникам, так как в последних кукушкин лен волосоносный встречается весьма часто и нередко обилен. Но еще ближе ко вторичным соснякам беломошникам тонконогово-лишайниковая ассоциация. Она отличается наличием хорошо выраженного яруса из лишайников, которые покрывают почву на 50—90%. Травяной ярус здесь разрежен (покрытие от 10 до 40%). Данная ассоциация иногда и территориально соприкасается с борами беломошниками, но часто встречается и среди сосновых лесов зеленомошников. На рыхлых полузакрепленных песках южных склонов можно иногда встретить тонконогово-цминовую ассоциацию, где доминируют тонконог сизый и цмин песчаный. Сюда же относится и упомянутая уже овсяницево-тонконоговая ассоциация.

Пожалуй, самым распространенным типом песчаных степей на Приволжской возвышенности являются ассоциации с участием полыни Маршалла *Artemisia marschalliana*; они встречаются в районах сосновых

лесов повсеместно и часто занимают очень большие площади. Полынь Маршалла редко встречается на рыхлых песках и никогда не бывает там доминирующей. Ассоциации с доминированием этой полыни свойственны главным образом плотным пескам (которые уже вполне закреплены или и не были разбиты); они занимают чаще всего пологие склоны не южных экспозиций или выровненные участки. Они тоже обычно представляют более поздние стадии развития песчаной степи: на занятых ими участках пней уже нет или они полуразрушились. Наиболее часто встречается такая ассоциация, где единственным доминантом является полынь Маршалла. Травяной ярус здесь всегда сильно разрежен, покрытие его не бывает выше 30—40%. Но здесь как и в тонконоговых ассоциациях, часто получает сильное развитие кукушкин лен волосоносный. Покрытие почвы этим мхом доходит до 75—80%. Встречаются также и пятна лишайников.

На вырубках после соснового леса во многих случаях возникают ассоциации с доминированием кустарника — ракитника русского *Cytisus ruthenicus*, обильно растущего и в самих сосновых лесах. Поэтому на вырубках ракитниковая ассоциация может формироваться сразу после рубки соснового леса. Но, по-видимому, чаще эта ассоциация возникает не после рубок, а после пожаров, так как установлена связь появления ракитника с пожарами. И действительно, в ракитниковых ассоциациях иногда можно видеть следы пожаров. Травяной ярус в ракитниковых ассоциациях чаще всего образован полынью Маршалла, вейником наземным или мятликом узколистным. Ассоциации с ракитником занимают выровненные местообитания или пологие склоны и нередко встречаются на очень больших площадях.

К территориям песчаной степи следует отнести и вырубки, заросшие вейником наземным *Calamagrostis epigeios*. Правда, вейник наземный широко распространен и в более северных районах на вырубках (например, в лесной зоне), где песчаных степей не образуется совсем; он встречается там в весьма различных местообитаниях, так как отличается большой экологической пластичностью. Однако в степной и лесостепной зонах вейник может быть довольно типичным степным растением. На Приволжской возвышенности вейниковые ассоциации очень широко распространены. Основным и часто единственным доминантом в этих ассоциациях является вейник наземный. Иногда с ним содоминируют мятлик узколистный и полынь Маршалла. В отличие от многих других ассоциаций песчаной степи вейниковые ассоциации часто занимают молодые вырубки, где пни еще совсем крепкие, но они встречаются и на старых вырубках. По-видимому, первоначально многие вырубки зарастают вейником, но в дальнейшем он постепенно вытесняется песчаностепными видами. Будучи корневищным растением, он не переносит сильного уплотнения почвы. Так же на южных склонах более сильными конкурентами оказываются многие псаммофиты. Вейниковые ассоциации сменяются другими ассоциациями песчаной степи и при усиленном выпасе скота.

При сильной нарушенности вырубок распашкой песчаная степь на них может совсем не появляться, а формируется группировка щавелька *Rumex acetosella*, в которой он — единственный доминант; при этом характерно полное или почти полное отсутствие песчаностепных видов. Но в этой группировке много обычных растений опушек, лесных полян и встречаются сорно-рудеральные виды. Щавельковые группировки развиваются на более молодых вырубках, где пни еще совсем крепкие или только начинают разрушаться. По-видимому, в дальнейшем они сменяются песчаной степью.

Особо следует сказать об ассоциациях песчаной степи, развивающихся на залежах. Если вырубка распахивалась, а после сельскохозяйственного использования земля была заброшена, то первоначально на залежи появляются обычные группировки из сорных растений. Но в дальнейшем сюда начинают проникать виды песчаной степи, которые постепенно вытесняют сорняки. Этот процесс идет быстрее на склонах южных экс-

позиций и замедляется на более пониженных и лучше увлажненных местах. В природе иногда приходится наблюдать переходы между группировками сорных растений и песчаностепными ассоциациями. Так, одновременно могут доминировать полынь Маршалла и пырей ползучий, полынь Маршалла и полынь горькая и т. п. На залежах почти всегда формируются песчаностепные ассоциации с доминированием полыни Маршалла. Песчаностепные ассоциации, развившиеся на залежах, всегда можно отличить от ассоциаций, возникших на иных песчаных местообитаниях. Во-первых. здесь никогда не бывает пней или их остатков. Во-вторых, в ассоциации обычно сохраняется примесь (иногда незначительная) сорных и рудеральных растений. Наконец, видовой состав ассоциации здесь гораздо более богатый, так как наряду с песчаностепными видами присутствуют сорные и рудеральные растения, а также некоторые луговые виды.

Таковы основные ассоциации песчаных степей Приволжской возвышенности.

Появление песчаных степей на месте сосновых лесов, причем на очень больших территориях следует рассматривать в целом как отрицательное явление. Подобные смены растительности влекут за собой сокращение площади ценнейших сосновых лесов, а появление большого количества безлесных пространств сильно понижает водоохранную роль лесов. И действительно, в районах широкого распространения песчаных степей наблюдается исчезновение ручьев, усыхание болот и озер (Смирнов, 1903; Благовещенский, 1951). Для Приволжской возвышенности это является особенно отрицательным обстоятельством, так как в данном районе находятся истоки многих рек бассейна Волги. Вместе с тем сама растительность песчаных степей в большинстве случаев не представляет большой ценности. Правда, некоторые дикорастущие псаммофиты, как уже указывалось, способны хорошо закреплять пески и они в некоторых случаях могут использоваться для этой цели. Дело в том, что на подвижных, разбитых песках сосну сразу высаживать нельзя, так как саженцы засыпаются песком или засыхают. Поэтому необходимо сначала закрепить пески, и здесь могут быть использованы дикорастущие псаммофиты. Для закрепления подвижных песков надо полностью устранить на этих территориях выпас скота, что будет содействовать естественным процессам закрепления. Но еще лучше производить подсев или подсадку этих псаммофитов для ускорения процессов закрепления песков.

Как известно, в районе Среднего Поволжья открытые пески часто успешно закрепляются путем шелюгования, и шелюгование надо безусловно широко применять для этой цели. Но если пески успешно закрепляются дикорастущими псаммофитами, то целесообразнее оказать содействие этим естественным процессам, не делая посадок шелюги. Нам приходилось наблюдать случаи, когда посадки шелюги производились на песках, полузакрепленных такими псаммофитами, как чабрец Палласа, гвоздика песчаная, овсяница Беккера и др. При этом в песке прокладывались широкие борозды, в которые и высаживалась шелюга. Однако это приводит к частичному возобновлению развевания песка. Поэтому в подобных случаях шелюгование нецелесообразно, поскольку через несколько лет на таких местах возможна непосредственная посадка сосны. А. А. Вакулин (1957) для Волгоградской области также указывает на нецелесообразность посадок шелюги на задернелых и полузадернелых песках. Он приводит примеры, когда распашка этих территорий под шелюгу создавала условия для нового развевания песков.

Однако в основном растительность песчаных степей или совсем не имеет хозяйственного значения или очень небольшое. Совершенно лишены хозяйственного интереса полынные и политриховые ассоциации, занимающие огромные площади. Некоторую кормовую ценность (особенно в начале лета) представляют ассоциации тонконога сизого, овсяницы Беккера и мятлика узколистного, но они характеризуются очень разреженным и мало производительным травостоем. Более густые травостои

часто образует вейник наземный, но это грубый, плохо поедаемый злак.

Самым целесообразным с хозяйственной точки зрения является восстановление на всех территориях песчаной степи первоначальных сосновых лесов. Это тем более важно, что на Приволжской возвышенности лесосечный фонд сейчас в значительной степени истощен. По семилетнему плану в этих районах размер рубок сокращается, но должны получить широкое развитие лесовосстановительные работы. И безусловно одна из наиболее важных хозяйственных задач в этом отношении — восстановление сосновых лесов на территориях, занятых песчаной степью.

Восстановление сосновых лесов на участках песчаной степи возможно было бы путем естественного возобновления сосны. Однако наблюдения в природе показывают, что в песчаной степи сосна естественным путем возобновляется плохо или не возобновляется совсем. Это объясняется разными причинами. Прежде всего растения песчаной степи являются конкурентами для молодых сосен, а некоторые из них даже очень сильными конкурентами, как например вейник наземный. При наличии сплошного ковра кукушкина льна волосоносного проростки сосны повисают на нем и корешки их, не достигнув минерального слоя, засыхают. Поэтому в политриховых ассоциациях, несмотря на крайнюю разреженность травостоя или полное отсутствие его, возобновления сосны нет совсем или оно очень невелико. Но дело не только в конкурентных отношениях. Песчаная степь почти всегда имеет много свободных от растений промежутков почвы, но тем не менее возобновления сосны не бывает или оно плохое. Это объясняется тем, что поверхность песка на открытых участках быстро высыхает и проростки сосны, если и появляются, то в дальнейшем большей частью засыхают. Наконец, развитию соснового возобновления препятствует и выпас скота, который часто производится на участках песчаной степи, хотя он здесь совершенно нецелесообразен.

Однако все же известны случаи, когда в песчаной степи естественное возобновление сосны идет удовлетворительно или даже успешно. Так, если по участку разбросаны отдельные экземпляры крупных сосен, то под их пологом может быть сосновое возобновление благодаря отенению почвы. Успешное сосновое возобновление бывает вблизи стены леса. Иногда на старых вырубках с песчаной степью естественное возобновление сосны происходит группами, причем в группах сосны самого различного возраста. А между этими группами возобновления сосны нет совсем. Видимо, при таком расположении молодые сосны легче преодолевают конкуренцию со стороны песчаностепных растений: группы сосенок затеняют почву и изгоняют светолюбивые степные растения. И действительно, в группах подроста нет ни овсяницы Беккера, ни вейника наземного, а также и других сходных с ними по экологии растений. Эти группы сосен, видимо, постепенно разрастаются благодаря затенению почвы по периферии и исчезновению вследствие этого песчаностепных растений. Но процесс этот безусловно протекает очень медленно. Таким образом. в принципе можно допустить, что при отсутствии сельскохозяйственных мероприятий песчаные степи в конце концов естественно облесятся сосной. Но для этого потребуется очень большой промежуток времени. Поэтому необходимо содействовать естественному возобновлению сосны, что значительно повысит его эффективность и ускорит зарастание песчаных степей сосновым лесом.

Однако основным способом восстановления сосновых лесов на территориях песчаной степи должна быть посадка сосны. Это путь гораздо более короткий и надежный, он может обеспечить быстрое восстановление сосновых лесов на Приволжской возвышенности. Работы по искусственному возобновлению сосны производятся за последние годы в довольно широких масштабах, но еще совершенно недостаточных — многие территории песчаной степи до сих пор не охвачены облесением. С другой стороны, и приживаемость сосновых культур не всегда высокая. Имеются

случаи, когда посадки сосны сильно изреживаются или даже совсем погибают. Во многом это объясняется тем, что при посадках сосны не учитывается, среди какой ассоциации песчаной степи она произведена. Между тем специальные наблюдения над культурами сосны показывают, что это очень важно; от этого зависит правильное определение мер ухода за посадками сосны в дальнейшем. Именно игнорирование данного обстоятельства нередко и приводит к частичной или полной гибели культур. При посадках сосны не производят перепашку всей вырубки, а только проводят по ней широкие борозды, в которые и садят сосну. Между бороздами остается нетронутая песчаная степь (рис. 3). Поэтому песчаностепные растения постепенно проникают в борозды и становятся конкурентами для сосны. В зависимости от быстроты проникновения растений в борозды



Рис. 3. Рядовая посадка сосны в песчаной степи.

и их биологических особенностей должны разрабатываться меры ухода за посадками; особенно важно определить сроки ухода за посадками сосны. Сошлемся в этом отношении на некоторые собственные наблюдения.

Прежде всего необходимо отметить, что если естественное возобновление сосны в некоторых песчаностепных ассоциациях идет с очень большим трудом или отсутствует, то посадки сосны удаются там очень хорошо. Как уже отмечалось, в политриховых ассоциациях не бывает обычно естественного возобновления сосны, поскольку этому препятствует сплошной моховой ковер. Но посадки сосны там могут проводиться с большим успехом. При прокладывании борозд моховой ковер разрушается и в борозды мох не может проникнуть скоро, он растет медленно. Да если мох и проникнет в борозды он не станет конкурентом растущей сосны. Поэтому в политриховых ассоциациях (а также в тонконогово-политриховых, где травостой из тонконога сильно разрежен) никакого особого ухода за посадками сосны не требуется. В тонконоговых, овсяницевых и полынных ассоциациях картина несколько иная. Основные доминанты этих ассоциаций — тонконог сизый, овсяница Беккера, полынь Маршалла постепенно проникают в борозды и могут стать конкурентами саженцев сосны. Но такое проникновение происходит довольно медленно, эти растения размножаются лишь семенами. Поэтому при посадках сосны в указанных ассоциациях уход за бороздами — уничтожение проникших в борозды растений — достаточно производить через год. В ковыльных ассоциациях ковыль проникает в борозды еще медленнее, но если в данной ассоциации большая примесь других видов растений, то некоторые из них могут стать конкурентами сосны. Кроме того, ковыльные ассоциации обычно занимают южные склоны, где рост сосны более затруднен. Поэтому и меры ухода здесь требуются более тщательные. Особенно внимательно следует отнестись к посадкам сосны в вейниковых ассоциациях. Вейник наземный — корневищное растение, он энергично и быстро размножается вегетативным путем и поэтому является мощным конкурентом сосны. Без соответствующих мер ухода обеспечить хорошее возобновление сосны в вейниковых ассоциациях нельзя. Вейник проникает в борозды уже в первый год и быстро там разрастается. Если не вести с ним борьбу, он быстро заглушает сосну. Чтобы обеспечить успешное возобновление сосны в вейниковых ассоциациях, требуется уничтожать вейник в бороздах не реже двух раз в год. При посадке сосны в борозды в ракитниковых ассоциациях при высоком обилии ракитника он может быть также серьезным конкурентом сосны. Ракитник затеняет саженцы сосны и, кроме того, он, по-видимому, энергично перехватывает влагу. Нам приходилось видеть, что в ракитниковых ассоциациях посадки сосны выглядят очень плохо и многие саженцы погибают, если нет соответствующих мер ухода. Для обеспечения роста сосны кусты ракитника около борозд необходимо систематически уничтожать.

В районах Приволжской возвышенности посадка сосны на участках песчаной степи чаще производится рядовым способом в борозды, но в целом ряде случаев применяется и гнездовой способ. Наблюдения в природе показывают, что в условиях песчаной степи лучшие результаты дает рядовой способ посадки сосны. В этом случае на всей площади быстрее смыкаются деревья, повсеместно изгоняются элементы песчаной степи и восстанавливается лесная обстановка. Напротив, при гнездовом способе посадки песчаностепные растения быстро исчезают лишь внутри гнезд, а между гнездами долго остается песчаная степь. Так, например, нам пришлось наблюдать, что в овсяницево-тонконоговой ассоциации в непосредственном соседстве и в одинаковых условиях были произведены посадки сосны рядовым и гнездовым способом. В момент наблюдения и те и другие посадки достигали 3—5 м высоты. Оказалось, что в посадках произведенных рядовым способом, уже полностью исчезли овсяница Беккера, тонконог сизый и другие песчаностепные растения, а в посадках гнездовым способом между гнездами по-прежнему преобладали псаммофиты. Следовательно, при гнездовом способе посадки сосны лесная обстановка восстанавливается весьма медленно, что безусловно является отрицательным обстоятельством. В первые годы и при рядовом и при гнездовом методе совершенно необходимы мероприятия по уходу за посадками. Но при гнездовых посадках уход требуется гораздо больший, так как сравнительно небольшие гнезда, со всех сторон окруженные участками песчаной степи, гораздо быстрее зарастают песчаностепными растениями, чем широкие борозды при рядовой посадке. И действительно, часто можно видеть массовую гибель сосны в гнездовых посадках (в особенности в вейниковых и ракитниковых ассоциациях) в результате отсутствия надлежащих мер ухода.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В. (1951). Лесная растительность Южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., III. — Благовещенский В. В. (1955). Естественные закрепители песков Среднего Поволжья и возможность их практического использования. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., VI. — Благовещенский В. В. (1958). Боры беломошники правобережной части Ульяновской области. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., II, 1. — Вакулин А. А. (1957). Пески Сталинградской области и их освоение. — Келлер Б. А. (1901). Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., XXXV, 4. — Ланина К. Г. (1953). Геоботаническая характеристика лесов Сурско-Терешкинско-Медведицкого водораздела и перспективы их улучшения и расширения. Рукопись и автореф. диссерт. Саратов. — Назаров М. И. (1929). Пески мордовских лесов Приалатырья и их бота-

нико-географическое значение. Изв. Русск. геогр. общ., 61, 1—2. — Смирнов В. И. (1903). Ботанико-географические исследования в северо-восточной части Саратовской губернии. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., XXXVII, 4. — Спрыгин И. И. (1931). Растительный покров Средневолжского края.

Ульяновский педагогический
институт.

SAND STEPPES IN THE REGIONS OF THE PINE FORESTS ON THE CIS-VOLGA UPLANDS

By V. V. Blagoveshchensky

SUMMARY

The secondary sand steppes on the Cis-Volga Uplands were studied that had been formed on the sites of pine-forests as the result of felling of the forests and of forest fires, when no reproduction of pine took place. The plants of the sand steppe (psammophytes) are characterized, as well as the associations formed by these plants. Some measures are proposed for the re-afforestation of the areas occupied by the sand steppes.

УДК 581.142 : 582.677

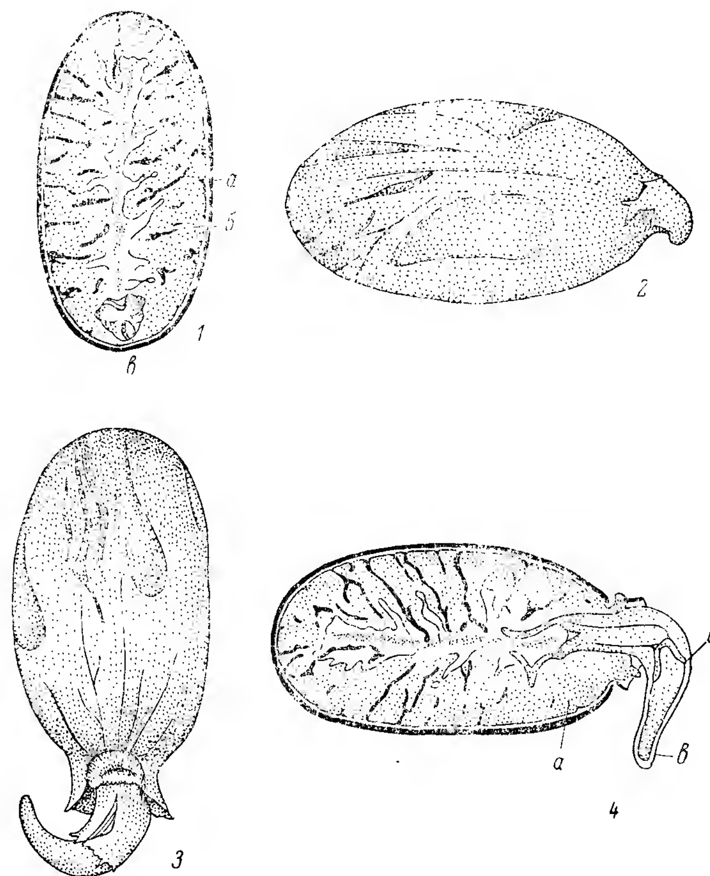
Кинарти Вирджатмоджо

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН У *MYRISTICA MACROTHYRSA* MIG.

С 1 рисунком

(Получено 25 VIII 1963)

Отдельные виды *Myristica* — тропических растений были предметом изучения многих исследователей (Voigt, 1888; Deinum, 1932, и др.).



Myristica macrothyrsa. (Натур. вел.).

1 — продольный разрез свежего зрелого семени; *а* — семенная оболочка, *б* — руминированный эндосперм, *в* — зародыш; *2* — проросшее семя после 30 дней инкубации; *3* — то же после 39 дней инкубации; *4* — продольный срез проросшего семени после 39 дней инкубации: *а* — семядоли, *б* — почечка, *в* — корешок.

Однако наши познания относительно прорастания их семян все еще очень ограничены. Поэтому исследования по данному вопросу представляют большой интерес как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Для опытов были взяты свежие зрелые семена *Myristica macrothyrsa*, собранные в Богорском ботаническом саду (Индонезия). Характерным

признаком их является темно-красная, сравнительно тонкая семенная оболочка и хорошо развитый руминированный эндосперм; зародыш относительно небольшой (см. рисунок).

Семена были предварительно простерилизованы путем погружения в 0.02 %-й водный раствор $HgCl_2$ на 5 мин. Затем они промывались несколько раз в стерильной воде и помещались на фильтровальную бумагу в большие чашки Петри; бумага в течение всего опыта смачивалась раствором Кнопа. Чашки Петри со стерилизованными семенами находились в условиях комнатной температуры (26°) при достаточно ярком солнечном освещении.

Мы пытались также прорастить зародыш, выделенный из эндосперма. Семена предварительно были простерилизованы с поверхности вышеописанным методом. С помощью скальпеля и иглы мы удаляли семенную оболочку и эндосперм, а затем извлекали зародыш по возможности в стерильных условиях. Выделенные зародыши переносились в небольшие чашки Петри с фильтровальной бумагой, смоченной раствором Кнопа, или в чашки Петри с раствором Кнопа, содержавшим 1.5% агара.

Спустя 28 дней после начала опыта микропиле начало раздвигаться и затем появился корешок. Нам удалось прорастить 80% семян. Проросшие семена были перенесены в горшок с землей для дальнейших наблюдений. Картина прорастания семян показана на рисунке (фиг. *2—4*).

В опыте с культурой изолированного зародыша, в первые дни никаких заметных изменений не наблюдалось. После 8 дней инкубации семядоли немного раздвинулись, спустя еще 2 дня они стали светло-зелеными. Это означало, что начался рост зародыша. К сожалению, после 20 дней инкубации он оказался поврежденным и опыты пришлось прекратить.

Итак, предварительные данные показывают, что у *Myristica macrothyrsa* инкубационный период до прорастания семян, который можно условно считать периодом покоя, длится 28 дней. Это очень короткий период по сравнению с таковым у семян растений умеренной зоны, как например у видов *Acer*; период покоя у них равен 6—8 месяцам.

В условиях культуры на питательной среде изолированный зародыш может прорастать сразу после созревания плода.

ЛИТЕРАТУРА

Deinum H. (1932). De Nootmuskaatcultuur of de Banda-Eilanden. Landbouw, zevende: Jaargang (1931—1932) : 467—488. — Voigt A. (1888). Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit Ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, VIII : 151—187.

Ботанический научно-исследовательский институт
при Национальном биологическом институте,
Ботанический Сад Богора,
Индонезия.

SEED GERMINTATION OF *MYRISTICA MACROTHYRSA* MIG.

By Kinarti Wirjoatmodjo

SUMMARY

It is shown by the author's preliminary data that the period of incubation in *Myristica macrothyrsa* (which may be conventionally regarded as the period of seed dormancy) lasts 28 days. It is very short as compared to most plants of the Temperate Zone (e. g. in *Acer* spp. the period of seed dormancy lasts about 6—8 months).

In culture the embryo is capable of growth immediately after the ripening of the fruit.

УДК 581.526.45

Л. Н. Алексеенко

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ТРАВОСТОЯ ТРАВЯНИСТЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

С 1 рисунком

(Получено 15 VI 1962)

Пути изучения закономерностей развития растительности, ее распределения по той или иной территории весьма многообразны. В связи с этим многие исследователи обращаются к анализу структуры и строения сообщества. И это не случайно, так как именно в структуре растительного сообщества наиболее полно отражены отношения растений друг к другу и к условиям среды. В естественных фитоценозах эти отношения складываются более длительное время, чем в искусственных сообществах — агроценозах, но в обоих случаях природа и характер указанных отношений могут быть в значительной степени вскрыты при анализе структуры растительного сообщества.

Большинство исследователей к основным структурным элементам фитоценоза относят его синузии (в том числе и ярусы). Наиболее четко вопрос о том, что относить к структуре растительного сообщества, сформулирован Е. М. Лавренко (1959). Он считает, что структура фитоценоза определяется его видовыми популяциями, синузиями и консорциями.

В. Н. Сукачев (Сукачев и Зонн, 1961) относит к структуре ценоза лишь его синузиальность и при этом подчеркивает, что «из синузий особое значение имеют ярусы растительности». Ярусности он придает очень большое значение; еще в 1928 г. он писал: «Ярусность сообществ, которая состоит не только в том, что растения, входящие в состав сообщества, не все одинаковой высоты, но и в том, что растения разных ярусов различны по своей экологии и в жизни всего сообщества играют каждое свою роль, является важным свойством сообщества, вытекающим из принципа взаимодействия растений, как следствия борьбы за существование». Также примерно оценивают значение ярусного распределения растений в сообществе А. П. Шенников (1941) и многие другие исследователи.

Вопрос о ярусах в лесном типе растительности в большинстве случаев, хотя и не всегда, решается успешно. Значительно труднее во многих случаях выделить ярусы в травянистом типе растительности и особенно среди прекрасно развитой мезофильной луговой растительности. В травянистой растительности отчетливо выступает «ярусность во времени» или фенологические смены (Алёхин, 1935) и значительно сложнее выделить вертикальную ярусность.

Выделение ярусов (или подъярусов, как их иногда называют) в луговых фитоценозах в теоретическом отношении не вызывает особых возражений. Принято ярусность луговых сообществ устанавливать на основании морфологических признаков растений, руководствуясь их относительной высотой. Но одно и то же растение в различных экологических или фитоценотических условиях может иметь совершенно различную высоту, что и приводит к затруднениям при выделении ярусов (или подъярусов) в луговом фитоценозе.

Отсутствие материалов по вертикальному распределению вегетативной массы, по степени насыщенности различными видами и разными частями растений (листья, стебли, генеративные органы) отдельных гори-

зонтов профиля лугового травостоя обедняет подчас ценные геоботанические исследования, не дает возможности давать интересные сравнительные характеристики различных растительных сообществ. Выпадение из исследований, в силу его сложности, разделения профиля лугового травостоя на ярусы не позволяет в достаточной мере судить о степени «сживания» растений, об их взаимных отношениях, о степени использования отдельными видами и всем ценозом пространства, которое он занимает.

В связи с этим особый интерес представляют исследования И. В. Ларина и Т. Р. Годлевской (1949) и Т. А. Работнова (1950, 1951), в которых анализируется распределение надземной массы некоторых растений по отдельным горизонтам профиля травостоя в искусственных ценозах (Ларин и Годлевская) и в естественных луговых сообществах (Работнов). Размещение в пространстве и во времени надземной массы растений и их корней Работнов (1950) рассматривает как структуру ценозов. Изучая распределение стеблей и листьев некоторых многолетних трав по высоте травостоя, Ларин и Годлевская (1949), а за ними и ряд других исследователей называют это распределение структурой урожая. В данном случае, на наш взгляд, смешиваются два понятия. Структура урожая включает в себя только элементы, слагающие урожай. Это давно сложившееся понятие, и нет оснований насыщать его новым содержанием.

Более удачно выражение Работнова «строение ценоза», но и оно вызывает некоторые возражения. В геоботанической литературе нет, к сожалению, единого мнения, что понимать под строением фитоценоза, но тем не менее в большинстве случаев, говоря о строении фитоценоза, имеют в виду его популяционный состав и синузиальность. Расширение этого понятия может привести к ненужному усложнению.

Исходя из этих соображений и принимая во внимание высказывание Работнова, нам кажется, что, изучая луговые и вообще травянистые фитоценозы, анализируя характер размещения подземной или надземной массы растений по высоте травостоя или по профилю почвы и определяя степень насыщенности органами растений отдельных горизонтов, т. е. выясняя формы использования среды растениями ценоза, следует говорить о структуре травостоя растительного сообщества.

О том, что назрела необходимость введения в геоботаническую литературу понятия «структура травостоя сообщества», говорит уже тот факт, что изучением распределения надземной массы по высоте травостоя занимаются многие исследователи.

В результате специально поставленных опытов Ларин и Годлевская (1949) и Годлевская (1953) выяснили структуру травостоя некоторых многолетних трав в агроценозах, состоящих из *Trifolium pratense* L., *T. repens* L., *Dactylis glomerata* L. и *Bromus inermis* Leyss., и наметили в общих чертах методы исследования в этой области.

Работнов (1950, 1951) опубликовал интересные данные по структуре травостоя пойменных лугов р. Оки. К. А. Силина (1952) исследовала структуру травостоя *Alopecurus pratensis* L., а В. П. Кушниренко (1954) — структуру травостоя *Lathyrus tuberosus* L., *Astragalus onobrychis* L. и *Agropyron repens* (L.) P. B. в луговых фитоценозах лесостепи. Несколько позже Л. А. Манохина, И. В. Ларин и З. С. Акимцева (1956) описали структуру травостоя *Agropyron repens*, *A. pectiniforme* Roem. et Schult., *Medicago romanica* Prod. и некоторых других растений степного Заволжья. В наших исследованиях проанализирована структура травостоя *Trifolium pratense*, *Medicago sativa* L., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* и некоторых других растений (Алексеенко, 1958, и др.). Хуань Вэнь-уй (1960) изучила структуру травостоя *Medicago sativa* L., *Bromus inermis* и *Agropyron desertorum* (Fisch.) Schult. в условиях полупустыни. Г. М. Шекун и Л. А. Литвиненко (1959) опубликовали данные по структуре травостоя некоторых однолетних трав.

Кроме того, сведения по отдельным элементам структуры травостоя имеются в исследованиях В. В. Алехина (1910), В. И. Ильинского (1922), И. П. Орлова (1938), М. В. Маркова (1940) и др.

Таким образом, очевидны необходимость и своевременность введения понятия «структура травостоя».

В связи с этим следует выяснить, какие показатели могут характеризовать структуру травостоя растительного сообщества. Вполне естественно, что в зависимости от целей исследования могут быть изучены отдельные элементы структуры травостоя или вся их совокупность.

При детальном исследовании структуры травостоя можно рассматривать ее элементы.

1. Распределение надземной массы (сырой или лучше сухой) всего фитоценоза или его отдельных видов по высоте травостоя (целесообразно через каждые 10 см). При этом, учитывая неодинаковую физиологическую активность отдельных органов растений (листовые пластинки, стебли и черешки, генеративные органы), следует проследить, как эти части растений располагаются в профиле травостоя. Полученные материалы дадут возможность выявить горизонты максимального накопления надземной массы и, что особенно важно, показать характер размещения ассимиляционной площади всего ценоза или отдельных растений, а тем самым объективно, а не визуально (по чисто морфологическим признакам) определить границы яруса или ярусов.

2. Объем, занимаемый надземной массой в целом, и его распределение по отдельным горизонтам травостоя. Изучение объема надземной массы имеет большое значение при характеристике структуры травостоя. Определение объема может быть использовано для объективной оценки обилия растений в ценозе и степени насыщенности их органами отдельных горизонтов окружающей среды. Кроме того, изучение объема позволит в некоторой степени судить об обеспеченности растений углекислым газом для фотосинтеза. «Значение анализа объемных отношений при изучении строения и изменения сообществ, — очевидно. Они суммируют значение других признаков сообщества: видового состава, числа побегов и пр.» (Шенников и Баратынская, 1923—1924).

Определение объема надземной массы при характеристике травостоя введено Алехиным (1910), но, несмотря на «солидный» возраст этого показателя, он фигурирует лишь в немногих исследованиях (Ильинский, 1922; Шенников и Баратынская, 1923—1924; Марков, 1940; Ларин и Годлевская, 1949; Работнов, 1950; Алексеенко, 1959а, 1959б). Между тем этот показатель безусловно заслуживает более широкого признания. Определение объема корней также представляет несомненный интерес.

3. Относительный объем надземной массы. При фитоценологических исследованиях особенно важно выяснить, насколько полно растения используют весь объем, занимаемый травостоем. Относительный объем, т. е. отношение объема надземной массы к пространству, занимаемому травостоем, и характеризует степень заполненности среды органами растений.

В. И. Ильинский (1922) это отношение назвал «удельным объемом» (термин, как нам кажется, менее подходящий), а М. В. Марков (1940) — «коэффициентом использования надземного пространства», причем под объемом среды он понимает пространство, заключенное между почвой и уровнем, которого достигают наиболее высокие растения фитоценоза. Однако методически более правильно ориентироваться не на самое высокое растение, а на среднюю высоту травостоя. Кроме того, Работнов (1950) справедливо отмечает, что использование пространства определяется не только объемом надземных органов, но и интенсивностью их жизнедеятельности, и поэтому здесь нельзя говорить о «коэффициенте использования среды».

Эти три основных показателя — распределение надземной массы по высоте травостоя, ее объем и относительный объем (все это в равной степени относится и к корневой системе) — могут достаточно полно характеризовать структуру травостоя растительного сообщества.

В результате изучения структуры травостоя фитоценозов появляется возможность выяснить ряд интересных показателей, особенно если ее изучение совместить с определением площади листьев (в качестве примера

этих показателей ниже приведены результаты наших исследований структуры травостоя и материалы других исследователей).

Такими показателями могут быть следующие:

1. Распределение урожая надземной массы по отдельным горизонтам травостоя, которое позволяет судить о наиболее рациональной высоте отчуждения при хозяйственном использовании. При этом следует особо выделить горизонты максимального накопления массы стеблей и листьев у эдификаторов и субэдификаторов, доминантов и субдоминантов. Такие объективно полученные данные более точны, чем визуальное определение ярусов (или подъярусов) в травянистом фитоценозе.

2. Участие отдельных органов растений в сложении травостоя, что значительно повышает практическую, хозяйственную ценность геоботанических исследований.

Для примера рассмотрим структуру травостоя двух луговых участков. Один из них занят клеверником тимофеечно-гераниевым, другой — щучником гигрофильно-разнотравным. При геоботаническом описании на обоих участках при визуальном анализе было выявлено примерно одинаковое ярусное строение травостоя. Однако изучение структуры травостоя по описанной методике позволило обнаружить существенные различия между ними в распределении надземной массы по отдельным горизонтам (см. рисунок). Так, до высоты 20 см от поверхности почвы на первом участке оказалось около 58% растительной массы, а на втором — 78%, в слое же 20—40 см соответственно 36 и 18%. При обычном описании этих участков можно было говорить о плохо выраженном двухъярусном (мохово-лишайниковый ярус не учитывался) строении ценозов. Верхний (первый) ярус образован в основном генеративными побегами злаков, а второй ярус, на высоте около 20—30 см, на первом участке — клевером средним (*Trifolium medium* L.) и на втором — гигрофильным разнотравьем (*Geum rivale* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum arvense* L.). При анализе структуры травостоя было установлено, что на участке клеверника тимофеечно-гераниевого основная часть надземной массы (57.4%) сосредоточена в горизонте 10—30 см, а на участке щучника основная часть ее расположена в припочвенном слое.

Приведенные данные (см. рисунок) показывают общее распределение надземной массы по высоте травостоя, которое является следствием структуры травостоя отдельных видов (табл. 1).

В результате такого анализа ясно видно, в каком горизонте и какие растения накапливают бо́льшую часть вегетативной массы. На основании этих данных луговые растения можно разделить на 2 или 3 группы. К 1-й группе относятся растения, у которых большая часть вегетативной массы сосредоточена в нижних горизонтах и с увеличением высоты вес ее резко снижается (овсяница луговая, душистый колосок, щучка луговая). У 2-й группы растений надземная масса распределена более или менее равномерно по профилю травостоя и вес ее с увеличением высоты падает постепенно (тимофеевка луговая, таволга вязолистная и мятлик луговой). В нашем случае сравнительно равномерное распределение массы по высоте у мятлика обусловлено большим количеством генеративных органов. Наконец, у 3-й группы растений основная часть вегетативной массы расположена на некоторой высоте от поверхности почвы (герань лесная, клевер средний и др.).

Разделение луговых растений на эти 3 группы позволяет с большим основанием судить о средообразующей роли растений и, что самое главное, выяснить, в какой части травостоя это влияние наиболее сильное.

3. При анализе структуры травостоя растительного сообщества попутно может быть определена и облиственность отдельных растений и установлено соотношение листьев, стеблей и генеративных органов во всем травостое (табл. 2). Принимая во внимание, что листья содержат больше протеина, чем стебли, это соотношение может до некоторой степени характеризовать травостой в кормовом отношении.

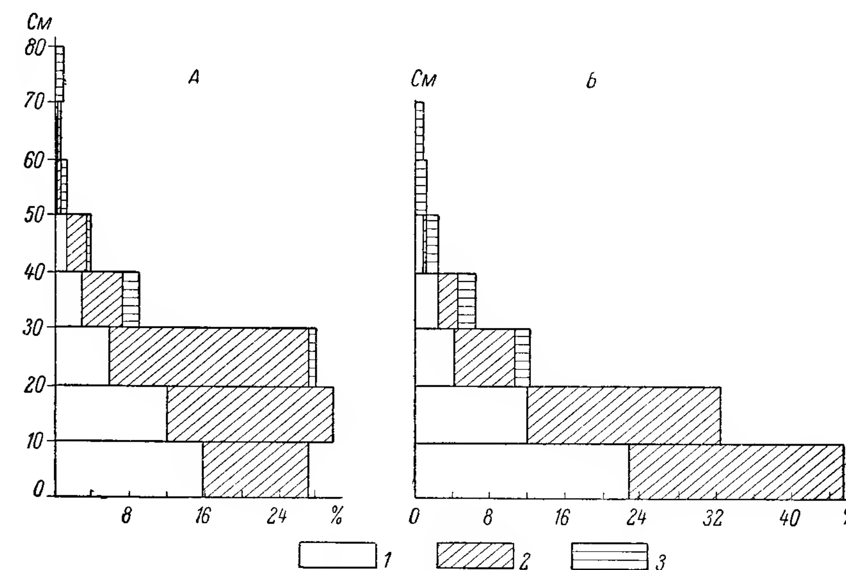
ТАБЛИЦА 1

Распределение надземной массы по высоте травостоя у некоторых луговых трав (в процентах от общей массы растений данного вида)

Горизонты над поверхностью почвы (в см)	*Trifolium medium*	*Festuca pratensis*	*Phleum pratense*	*Anthoxanthum odoratum*	*Poa pratensis*	*Deschampsia caespitosa*	*Anthriscus silvestris*	*Equisetum arvense*	*Filipendula ulmaria*	*Geranium pratense*	*Alchimilla sp.*
60—70	—	3.1	—	—	—	5.3	—	—	—	—	—
50—60	—	3.1	0.5	—	14.5	5.3	—	—	—	—	—
40—50	—	6.0	2.7	2.5	7.9	5.2	3.1	—	—	—	—
30—40	1.1	12.4	17.5	3.3	14.5	8.3	7.0	—	5.1	13.9	—
20—30	43.9	16.6	20.5	4.1	13.1	9.4	17.2	1.4	25.6	34.4	2.3
10—20	31.8	23.4	19.2	26.4	18.4	20.1	47.5	48.3	37.8	32.2	39.8
0—10	23.3	35.4	30.6	63.7	31.6	46.4	25.2	50.3	31.5	19.5	57.9

4. Ассимиляционная поверхность всего сообщества, отдельных его видов в целом и на разных горизонтах профиля.

5. Поверхность соприкосновения растений со средой (площадь листьев с обеих сторон и поверхность стеблей).



Распределение надземной массы по высоте травостоя.

А — клеверник тимофеечно-гераниевый; *Б* — щучник гигрофильно-разнотравный. *1* — стебли; *2* — листья; *3* — генеративные органы.

Листья являются наиболее активными органами растений и в связи с этим определение их площади имеет большое теоретическое и практическое значение. Между тем в нашей литературе пока еще мало сведений о площади листьев трав, а имеющиеся материалы крайне разноречивы и большей частью относятся к луговым травам в культуре. Поэтому особый интерес представляют данные Работнова (1950) по площади листьев на лугах разных типов. Наименьшую площадь листьев на 1 м² поверхности почвы, по его данным, имел типчаковый луг — 2.68 м² и наибольшую — заросль костра среди пырея — 6.34 м². В исследованиях Ларина и Годлевской (1949) некоторые луговые травы развивали ассимиляционную поверхность от 0.76 до 3.44 м² на 1 м² почвы. Г. Б. Ермилов (1952) отмечает у люцерны площадь листьев в 8.5 м², а А. С. Кружилин (1954) — 15.6 м²

ТАБЛИЦА 2

Участие отдельных органов растений в сложении травостоя в процентах от общей массы (июль 1961 г.)

Виды растений и тип травостоя	Листья	Стебли	Генеративные органы	Виды растений и тип травостоя	Листья	Стебли	Генеративные органы
Trifolium medium	54.5	45.5	—	*Filipendula ulmaria*	80.5	15.5	4.0
Festuca pratensis	48.7	44.6	6.7	*Anthriscus silvestris*	50.5	40.5	9.0
Phleum pratense	46.0	53.0	1.0	*Ranunculus acer*	36.6	55.6	7.8
Anthoxanthum odoratum	60.3	38.0	1.7	*Geranium pratense*	59.6	30.8	9.6
Poa pratensis	17.2	57.8	25.0	Клеверник тимофеечно-гераниевый	57.3	38.3	4.4
Deschampsia caespitosa	52.5	35.2	12.3	Щучник гигрофильно-разнотравный	51.7	42.1	6.2
Alchimilla sp.	64.9	31.7	3.4	Щучник осоковый	52.5	35.0	12.5

на 1 м² поверхности почвы. Наши исследования показали, что площадь листьев колеблется от 3—4 до 10—15 м² на 1 м² поверхности почвы в зависимости от фазы развития и вида трав (Алексеенко, 1959б).

Однако самым интересным является распределение площади листьев по профилю травостоя, так как известна огромная роль листьев в обмене газов между растениями и средой, выделении различных веществ и во взаимном влиянии в ценозе растений друг на друга. У разных растений распределение листовой поверхности по отдельным горизонтам различно (табл. 3).

Полученные материалы показывают, что ассимиляционная поверхность у растений разных видов размещена по высоте травостоя различно, а следовательно, поверхность их соприкосновения со средой в различных ярусах с растениями других видов и ценотическая роль их в отдельных горизонтах неодинакова.

6. Объем надземной массы всего травостоя и 7. Относительный объем. Оба эти показателя уже давно используются в геоботанической практике. Так, Шенников и Баратынская (1923—1924) отмечали, что на притеррасном злаково-разнотравном лугу объем надземной массы колебался в течение лета от 200 до 342 см³ на 1 фут² (от 2092 до 3677 см³ на 1 м² поверхности почвы). По данным Маркова (1940), объем травы на разных участках поймы составил 870—1816 см³ на 1 м².

ТАБЛИЦА 3

Распределение ассимиляционной поверхности (в см²) у некоторых луговых растений по высоте травостоя

Горизонты над поверхностью почвы (в см)	*Geranium pratense*	*Filipendula ulmaria*	*Alchimilla* sp.	*Geum rivale*	*Trifolium medium*	*Dactylis glomerata*	*Phleum pratense*	*Trifolium pratense*	*Trifolium pratense* совместно с *Dactylis glomerata*
100—110	—	—	—	—	—	—	18	80	—
90—100	—	—	—	—	—	2	53	189	—
80—90	—	—	—	—	—	55	108	373	48
70—80	—	—	—	—	—	65	140	432	318
60—70	—	—	—	—	—	95	206	388	500
50—60	—	—	—	—	—	171	238	302	575
40—50	—	—	—	—	—	261	180	147	488
30—40	8	13	—	—	11	388	100	65	613
20—30	145	38	3	—	417	591	26	59	921
10—20	107	56	82	118	157	625	16	68	932
0—10	26	24	79	88	50	137	8	74	640

В наших исследованиях на различных луговых участках объем надземной массы колебался от 923 до 2930 см³ на 1 м² поверхности почвы, а у сеяных трав в зависимости от их вида и фазы развития от 381 см³ (тимофеевка луговая и она же совместно с люцерной синей в фазу кущения) до 2030 см³ (эти же виды в фазу цветения).

Для выяснения характера взаимоотношений растений в ценозе, их «сживания» несомненный интерес представляет определение относительного объема. По данным Ильинского (1922), относительный объем колебался от 0.16 до 0.50%, близкие цифры — 0.11—0.25% — приводит Марков (1940). В наших опытах с сеяными травами относительный объем составлял 0.25—1.35%. А при исследовании естественной луговой растительности на четырех различных участках относительный объем равнялся 0.95% в клевернике тимофеечно-гераниевом, 0.54% в щучнике гигрофильно-разнотравном, 0.33% в осочнике щучковом, 0.24% в щучнике осоковом. Полученные материалы позволяют говорить, что наиболее полно используется пространство на первом участке и значительно хуже на последнем. Причем можно наметить связь между относительным объемом и количеством видов на участке; чем выше видовая насыщенность, тем полнее используется среда.

Относительный объем, изменяясь по профилю травостоя, характеризует тем самым степень насыщенности органами растений отдельных горизонтов.

8. Объем воздуха на единицу поверхности листьев в травостое в целом и в отдельных горизонтах. Этот важный экологический показатель дает возможность до некоторой степени судить о потенциально возможной интенсивности ассимиляции.

В качестве примера можно привести данные по обеспеченности листьев воздухом в разных горизонтах в различных травостоях (табл. 4).

Наибольшая обеспеченность листьев воздухом, как правило, отмечается в верхних горизонтах, а у бобовых и некоторых видов разнотравья в нижних горизонтах, где листьев немного и объем их невелик; это обеспечивает хорошее снабжение их воздухом, а следовательно и углекислым газом. Полученные нами данные по обеспеченности листьев разных горизонтов воздухом вполне согласуются с ранее опубликованными результатами изучения кострового луга поймы р. Оки (Работнов, 1950).

9. Ларин и Годлевская (1949) предложили при изучении структуры травостоя учитывать «относительную листовую поверхность», т. е. площадь листьев, приходящуюся на 1 г всего урожая. В результате их исследований было установлено, что «относительная листовая поверхность» (у клевера красного, тимофеевки луговой и других видов) колеблется в пределах 5.2—12.4 см² на 1 г урожая. По данным Шекуна и Литвиненко (1959), относительная листовая поверхность у однолетних трав составляет 7.08—14.20 см² на 1 г урожая. Сам по себе этот показатель безусловно интересный и заслуживает признания, но предложенный термин нельзя считать удачным.

10. «Удельная листовая поверхность», как назвали Ларин и Годлевская (1949), отношение площади листьев в квадратных сантиметрах к весу листа, выраженному в граммах. В их исследованиях максимальная удельная листовая поверхность отмечена у костра безостого — 64.5 и минимальная у люцерны — 49.0. У однолетних растений удельная листовая поверхность, по данным Шекуна и Литвиненко (1959), равнялась 22.1 у кукурузы, 22.8 у чумизы и до 43.7 см² у сорго.

В наших исследованиях этот показатель был равен у клевера красного 77.1, у костра безостого 63.8, у ежи сборной 67.7, у тимофеевки луговой 77.7, у овсяницы луговой 58.6, у люцерны синей 61.8, у клевера среднего 64.9, у манжетки обыкновенной 58.8, у таволги вязолистной 66.3, у гравилата речного 57.3 см². Для более точных сравнений необходимо рассчитывать удельную листовую поверхность не на сырой, а на воздушно-сухой вес, или еще лучше на абсолютно сухой вес листьев.

ТАБЛИЦА 4

Обеспеченность листьев воздухом в разных горизонтах различных травостоев (объем воздуха в см³ на 1 см² поверхности листьев, площадь листьев на 1 м² поверхности почвы)

Горизонты над поверхностью почвы (в см)	*Dactylis glomerata*		*Phleum pratense*		*Medicago sativa*		*Medicago sativa* совместно с *Dactylis glomerata*	
	площадь листьев (см²)	объем воздуха	площадь листьев (см²)	объем воздуха	площадь листьев (см²)	объем воздуха	площадь листьев (см²)	объем воздуха
90—100	14	160.0	—	—	—	—	6	375.0
80—90	42	53.5	—	—	—	—	76	29.6
70—80	67	33.6	14	160.7	120	18.7	312	7.2
60—70	90	25.0	76	29.6	375	6.0	588	3.9
50—60	137	16.4	127	17.7	493	4.6	564	4.0
40—50	196	11.5	177	12.7	413	5.4	551	4.1
30—40	258	8.6	253	8.9	300	7.5	453	5.0
20—30	364	6.2	316	7.1	170	13.2	425	5.3
10—20	320	7.0	320	7.0	73	30.8	309	7.3
0—10	78	28.9	67	33.6	26	86.5	58	38.8

Вот далеко не полный перечень показателей, которые можно установить при изучении структуры травостоя и которые могут быть использованы для подробной характеристики растительных сообществ.

Особую ценность представляют такие исследования, если их проводить несколько раз за вегетационный период.

Естественно, что подобного рода работа не может быть выполнена, или выполнима с известными трудностями, при маршрутных геоботанических исследованиях. В этом случае при анализе структуры травянистого растительного сообщества остается одно визуальное изучение и выделение ярусов (или подъярусов) или, что, к сожалению, чаще всего и бывает, приходится вообще отказаться от точного изучения структуры травостоев, и в частности ярусов.

Однако в последние годы все чаще и чаще проводят полустационарные и стационарные обследования, и в этих случаях изучение структуры травостоя сообщества несомненно возможно и интересно.

Выше отмечалось, что в настоящее время исследователи уделяют значительное внимание анализу структуры травостоя, так как изучение ее имеет большое теоретическое и практическое значение при выяснении фитоценотических отношений.

1. Изучение структуры травостоя растительного сообщества помогает выявить ярусное строение изучаемого фитоценоза, более четко установить границы яруса или ярусов не только (и не столько) по высоте растений или травостоев, но и по горизонтам максимального накопления вегетативной массы.

2. Анализ структуры травостоя позволяет объективно оценивать степень использования среды всеми растениями ценоза, отдельными его представителями и, что самое главное, различными органами растений, в частности, физиологически наиболее активными органами — листьями.

3. Материалы, получаемые в результате исследования структуры травостоя различных фитоценозов, позволяют с бо́льшим основанием объединять эти сообщества в более высокие таксономические единицы (ассоциации, группы ассоциаций).

4. Изучение структуры травостоя сообщества и отдельных его представителей должно предшествовать экспериментальному изучению взаимовлияний растений друг на друга в фитоценозе.

5. Именно с учетом структуры травостоя можно более целенаправленно изучать микро- и фитоклимат в вертикальном профиле растительного сообщества, отказавшись от случайного выбора точек расположения приборов.

Изучение фитоклимата с учетом структуры травостоя даст объективные данные, на основании которых можно до некоторой степени предсказать характер и направление суточных и сезонных изменений отдельных физиологических процессов.

6. Изучая площадь листьев и объем, занимаемый зеленой массой в целом и по отдельным горизонтам профиля травостоя, и сопоставляя эти показатели с содержанием углекислого газа и интенсивностью других экологических факторов, можно перейти к ориентировочному расчету продуктивности ценоза, а знание этого даст теоретические основы для сознательного, направленного изменения ценоза с целью повышения его продуктивности.

7. Наиболее рациональная высота скашивания травостоя и сроки его хозяйственного использования могут быть установлены при рассмотрении его структуры в динамике за весь вегетационный период.

8. Наконец, изучение структуры травостоев создаст предпосылки для конструирования высокоурожайных агроценозов. Еще Пачоский в 1921 г. указывал на возможность «построить хлебную ниву» наподобие фитоценоза.

Структуру травостоя необходимо учитывать и при подборе компонентов для смешанных посевов нескольких видов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1958). Структура травостоя многолетних трав и урожай. Докл. ВАСХНИЛ, 6. — Алексеенко Л. Н. (1959а). Объем надземной массы сеяных многолетних трав. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 6. — Алексеенко Л. Н. (1959б). К методике определения площади листьев многолетних трав. Докл. ВАСХНИЛ, 9. — Алехин В. В. (1910). Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью. Тр. СПб. Общ. естествоиспыт., 41. — Алехин В. В. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Годлевская Т. Р. (1953). Состав травосмесей для кормовых севооборотов в условиях Ленинградской области и структура урожая многолетних трав. Диссерт. Лен. с.-х. инст., г. Пушкин. — Ермилов Г. Б. (1952). Растение и свет. — Ильинский В. И. (1922). Опыт введения таксации в луговодство. — Кружилин А. С. (1954). Биологические особенности орошаемых культур. — Кушниренко В. П. (1954). Задачи и методы стационарных и полустационарных луговых исследований луговых фитоценозов лесостепи. В кн.: Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исслед. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Ларин И. В. и Т. Р. Годлевская. (1949). Структура урожая многолетних трав. Бот. журн., 6. — Манохина Л. А., И. В. Ларин и З. С. Акимцева. (1956). Влияние лиманного орошения на луговую, пустынную и степную растительность лимана Утиного. В кн.: Природа и кормовые особенности растительности лиманов. — Марков М. В. (1940). Природные условия развития растительности в пойме. Тр. Бот. инст. АН СССР, III, 3. — Орлов И. П. (1938). Основные вопросы сенокошения и сеноуборки. Пробл. животновод., 5. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, отд. биолог., IV, 2.— Работнов Т. А. (1951). О структуре луговых травостоев. Вопр. кормодобыв., 3. — Силина К. А. (1952). Агробиологические особенности лисохвоста лугового в условиях лесотундровой зоны. Диссерт. Лен. с.-х. инст., г. Пушкин. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). — Сукачев В. Н., С. В. Зонн. (1961). Методические указания к изучению типов леса. — Хуан Вэнь-уй. (1960). Агробиологические особенности сеяных многолетних трав в условиях полупустыни междуречья Волга—Урал. В кн.: Вопр. сенокосно-пастбищн. хоз. — Шекун Г. М., Л. А. Литвиненко. (1959). Структура урожая однолетних кормовых трав. В кн.: Тр. объединенн. научн. сесс., 1. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шенников А. П. и Е. П. Баратынская. (1923—1924). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ. Журн. Русск. бот. общ., 8 (1923), 9 (1924).

Ленинградский
государственный
университет.

———

CERTAIN PROBLEMS OF THE SWARD STRUCTURE OF SOME HERBAGE PHYTOCOENOSES

By L. N. Alekseenko

SUMMARY

It can be seen from the analysis of the evidence collected in the literature and of the data of our own investigations that the interrelations of plants within a phytocoenose may be revealed most fully by means of studying the structure of the sward of a herbaceous plant community.

The structure of the sward of a phytocoenose is determined by several characteristics and its elements may be studied separately, or as a whole complex, depending on the objective of the investigation. The elements of the sward structure in a phytocoenose are as follows: (1) the distribution of the superterranean mass of all the plants of a phytocoenose or of separate species among the 5 cm or 10 cm horizons, according to their height; the similar distribution of roots among the soil horizons; (2) the volume of the space occupied by the superterranean mass (or by the root system) as a whole and its distribution among the separate horizons; (3) the relative volume of the superterranean mass (or of roots) and its distribution among the separate horizons. These three characteristics are sufficient for the characterization of the sward structure in a herbaceous phytocoenose; the data that may be obtained if the study of the community is supplemented by the analysis of the size of leaf-surface area, are of particular interest.

The study of the sward structure in a phytocoenose reveals the fact that the latter consists of layers, helps in estimating the degree of utilization of the environment by all the plants of the coenose, by its separate representatives and, what is most important, by separate organs of plants, in the first place by the most active parts of plants, i. e. by the leaves. The data obtained in the course of studying the structure of the swards of different phytocoenoses provide a solid basis for uniting these communities into higher taxa (associations, groups of associations). The optimal height of the sward and the optimal time for its utilization as a source of forage can be established by means of studying the sward structure of the community. Besides, the study of the sward structure provides the conditions for the construction of high-yielding agrocoenoses.

УДК 581.526.53

В. Д. Авдеев

ЧТО ТАКОЕ СТЕПЬ?

Издавна известно, что степь — понятие чисто русское. Слово «степь» перешло в иностранные языки из русского (немецкое — Steppe, французское — steppe, английское — steppe, чешское — step и т. д.), хотя и применяется, как мы увидим ниже, не всегда удачно.

«Область луговых степей, — говорит акад. С. И. Коржинский, — была колыбелью русского народа и русского государства. . . Элементы этой области, т. е. „дубравы“, „чисто поле“, „ковыль—шелкова-трава“, играют видную роль в русском эпосе и все миросозерцание русского народа, широкое, добродушное и спокойное, сложилось под влиянием простора и жизнерадостного ландшафта луговых степей. . . Для русского народа степь навсегда останется символом свободы и простора; она воспевается в его песнях, она составляет предмет его мечтаний. . .» (Коржинский, 1901).

Однако само слово «степь» и в русском языке, быть может, заимствовано. А. Г. Преображенский, указывая, что слово степь обозначает безлесное, поросшее травой большое пространство, утверждает, что оно взято из украинского языка и обозначает там также еще и поле и пашню. А. П. Ильинский высказывает предположение, что оно связано с литовским stipsetu — спокойно простираться, лежать, или stepti — простираться. Возможна, по его мнению, связь и с латышским steept примерно того же значения. Брандт объясняет его как «с-теп-ь», т. е. «место стоптанное, вытоптанное и оттого ровное или же голое» (Преображенский, 1959).

Но откуда бы ни пришло это слово, в русском языке оно существует издавна. Не позднее XVII в. оно уже встречается в официальных актах, например при описании Старой Закамской Линии, сооруженной в 1650 г. (Перетяткович, 1882), употребляется в художественной литературе, в науке.

Однако каков же его точный смысл? Какое определенное содержание вкладывается в этот термин? Нужно отметить, что, несмотря на широкое распространение и достаточно частое употребление слова «степь», общее значение его до сих пор довольно неопределенно.

В. Даль в первом и остающемся вполне авторитетным до наших дней «Толковом словаре живого великорусского языка» (1882) приводит несколько значений этого слова. Главное и наиболее распространенное из них таково: «Безлесная и нередко безводная пустошь на огромном расстоянии, пустыня. Наши степи на юге и на востоке поросли ковылем, что и почитается принадлежностью степей; но американские саванны, азиатские и африканские пески — те же степи; безлесье, незаселенный кочевой простор, как и киргизская степь, на которой находим местами леса, озера, речки, горы, скалы и пр. . . .

В южном и восточном хозяйстве степь, как трава, покос; пажить, пастбище, противополагается лугам, а как хлебородная земля, то же, что целина, новина, непашь, т. е. земля задернелая, ковыльная, на которой нет следов сорных трав. . .».

Но «степью», по данным Даля, также может быть названа и просто плоская, безлесная возвышенность, водораздел, сухая полоса между двух речек, гривка.

Местное управление кочевых тунгусов называлось «Степная дума», а у охотников и скотоводов степью назывался даже хребет охотничьей собаки, быка, лошади. . .

В целом, понятие «степь» было, по-видимому, связано с тем или иным выдающимся, выступающим открытым участком — земли или даже тела животного.

В современном толковом словаре под редакцией Ушакова (1940) степь толкуется как безлесное и обычно безводное пространство с ровной поверхностью, покрытое травянистой растительностью, вообще безлесное пространство, пустыня. В пример приводятся украинские и африканские степи. В качестве примеров употребления этого слова в литературном русском языке приводятся отрывки из произведений Гоголя, Некрасова, Лермонтова: «В песчаных степях Аравийской земли. . .».

В поэзии XIX и начала XX в. степь оказалась синонимом поля, возможно потому, что, так сказать, «классические» степи Украины к этому времени все более распахиваются.

В литературном и обиходном русском языке «степь» — это понятие скорее геоморфологическое, чем ботаническое. Главное здесь — это ровные пространства, а растительность — второстепенное. Традиция понимать степь геоморфологически надолго удержалась и среди ботаников.

По-видимому, первое в науке четкое определение понятия «степь» дал казанский ученый Э. А. Эверсманн в труде «Естественная история Оренбургского края» (1840). Труд был написан на немецком языке, в переводе В. Даля на русский это определение выглядит так: «Степью вообще мы называем довольно обширное, более или менее плоское и сухое пространство земли, поросшее только низкими, в сухменных местах прозябающими растениями. Изредка встречаем и кустарник; но понятие о степи вообще исключает присутствие лесов. . .» (1949). Нетрудно видеть, что первым и основным недостатком этого определения, с современной ботанической точки зрения, является отсутствие разграничения степей и пустынь. Впрочем, как это можно было видеть из предыдущего, и в обиходном языке понятия эти не разграничивались. Понятие пустыни как особенного ландшафта выработалось позднее, до конца же XIX в. никто не находил нужным отличать степь от пустыни, по-видимому, потому, что в обиходном русском языке под тем и другим словом почти равно разумелись безлюдные, незаселенные места.

Но уже сам Эверсманн чувствовал необходимость отличать степь от пустыни и на практике отлично их различал, называя собственно степи — «степями плодородными», а пустыни — «степями голыми или голодными», и отмечал даже их коренное отличие друг от друга: на степях плодородных — чернозем и растительность с преобладанием ковылей, а на голодных — нет чернозема и растительность из полыней. Но Эверсманн, по-видимому, придерживался еще того взгляда, что слово «степь» в первую очередь должно обозначать «плоское пространство». Между тем именно в Оренбургской губернии, в границах того времени, особенно же в северной половине ее, степи далеко не «плоские пространства» и не безлесны. В то же время его определение оказывается настолько широким, что под него подойдут еще и залежи, и некоторые пойменные луга, но исключается степная растительность склонов. Странным образом редактор последнего издания труда Эверсманна (1949) Ф. Н. Мильков полагает, что «определение степей, данное Эверсманном, строго научно и мало отличается от определений, даваемых и в наши дни». С этим, конечно, нельзя согласиться.

Весьма обоснованное и рациональное возражение против представления о степях как плоских пространствах были сделаны еще при жизни Эверсманна, и не специалистом, а простым любителем природы — С. Т. Аксаковым (1852). Он писал по этому поводу следующее: «Слово степь имеет у нас особенное значение и обыкновенно представляет воображению обширное пространство голой, ровной, безводной земной поверхности. . . но в Оренбургской губернии, в уездах Уфимском, Стерлитамакском, Белебеевском, Бугульминском, Бугурусланском и Бузулукском, степи совсем не таковы: поверхность земли в них по большей части неровная, волнистая, местами довольно лесная, даже гористая, пересекаемая оврагами с родниковыми ручьями, степными речками и озерами».

В конце XIX столетия известный ботаник А. Н. Бекетов (1874) предложил такое, идущее от «житейской практики» определение: «Русский степной человек называет степью безлесную равнину настолько высокую, что она не может быть заливаема весенними водами: рощи, отдельные деревья и холмы, постепенно и незаметно поднимающиеся, не нарушают этого представления». Далее он отмечает, что «понятие это достаточно широкое, очевидно нет нужды включать в него горы, но нет нужды исключать из него и пустыни». В этом определении ясно преобладают геоморфологические представления, хотя и дано оно ботаником. Собственно о растительности не сказано ничего положительного, автор сознательно не находит нужным разграничивать степи и пустыни. Но один весьма существенный признак степи, опускаемый в определениях прочих авторов, отмечается здесь: она не заливается весенними водами. Бекетов подразумевает, вероятно, полую воду рек, так как весенние воды от таяния снегов иногда разливаются по равнинным степным пространствам, местами непродолжительно застаиваясь.

Однако уже около того же времени, лишь немногим позднее, термин «степь» начинает употребляться ботаниками как синоним определенной растительности. С. И. Коржинский устанавливает впервые понятия луговой, ковыльной, кустарниковой и каменистой степи еще в 1888 г. (Коржинский, 1888). Подразумевает именно растительные группировки под термином «степь» и В. И. Талиев (1895) уже в первых своих трудах.

Зарождение и быстрое развитие в России геоботаники потребовало пересмотра и уточнения в числе прочих и термина «степь». В России, где собственно типичные степи только и имеются, появляются многочисленные новые определения этого понятия. Но уже сама многочисленность разнообразных определений указывает на недостаточную четкость представлений о сущности явления. Ботаники пытаются найти и включить в определение степи те или иные, наиболее характерные, по их мнению, признаки. Однако зачастую, как это можно видеть из последующего, представление автора о характерности этих признаков является субъективным, так как признаки эти являются местными, узкими и совсем не характерными для степи в целом. Вместе с тем представляется трудно объяснимым, что в определениях степи, даваемых ботаниками, в особенности же фитоценологами совсем не уделяется места одному из характернейших общих признаков — *структуре степных ценозов*. И только И. К. Пачоский даже в своих ранних работах подчеркивает значение своеобразной структуры для выделения степных группировок среди прочей растительности. Он же пытается выделить и пустыни по их растительности (Пачоский, 1890), однако краткого и четкого определения степи и он не дает, ограничиваясь указаниями на общие признаки степной растительности.

Далее я привожу в хронологическом порядке некоторые из наиболее распространенных ботанических определений степи, оставляя в стороне вопрос о понимании этого термина специалистами других направлений.

Определение степи, данное А. Н. Красновым в его диссертации «Травяные степи северного полушария», весьма несовершенно с современной точки зрения. Согласно этому определению, степи — это незаливаемые водой, покрытые травянистой, не приспособленной к засухе, от нее выгорающей и страдающей растительностью, пространства, пригодные для земледелия без орошения, но в естественном своем состоянии отказывающиеся производить деревья и леса (Краснов, 1894).

По-видимому, этот исследователь, используя представления о степи Гризебаха и Бекетова, сам не имел достаточно ясного понятия об экологии

степняков, не говоря уже о том, что его определение не поможет отличить степь ни от суходольных лугов, ни от пустынь.

М. Н. Голенкин в примечаниях к русскому переводу книгиВарминга «Ойкологическая география растений» (Голенкин, 1901), касающихся описания степей, прежде всего отмечает, что понятие «степь» в ботанической литературе твердо еще не установлено. По его мнению, «под степью, в сущности говоря, нужно было бы понимать сообщество травянистых растений с ксерофильным характером, покрывающих почву несплошным покровом». Положительной в этом определении является одна из первых на русском языке попыток определить степь через растительность, но неудовлетворительность его станет ясной, если вспомнить зачастую весьма густой травостой многих степей. Под это определение скорее подходит пустыня. Впрочем, далее Голенкин высказывает убеждение, что к степям «можно было бы отнести и полынковые степи» и, следовательно, он также не стремится отделить растительность пустынную от степной.

С. И. Коржинский (1901) следующим образом определяет степь: «Под именем степей подразумевают более или менее ровные сухие, безлесные пространства, покрытые обильной травянистой растительностью». Но в этом определении не находит себе места установленная самим же Коржинским кустарниковая степь и не отделяются от степи суходольные луга, да и эфемеровая пустыня.

Следующее по времени определение принадлежит Г. Н. Высоцкому (1904). Он также признает, что «точное научное понятие степи еще не установлено, но обычно под этим названием понимают безлесную (однако же не пустынную), заросшую травяным или кустарниковым покровом земную поверхность, на которой могут встречаться и единичные невысокие, обыкновенно широкораскидистые деревья. Не всякая травяная площадь может быть названа степью (поля, луга, болота, плавни); с другой стороны, распаханная степь, занятая культурными посевами, все же остается степью». Указывая на возможность существования в природе не только травянистых, но и кустарниковых степей, а также и на то несомненно верное положение, что не всякая травянистая растительность может быть названа степью, и отмечая существенные черты отличия степей от других типов растительности, Высоцкий в то же время не преодолевает и «житейских» представлений о степи, полагая, что распаханная степь «все же остается степью»!

Еще более неопределенным понятие о степи было и, по-видимому, осталось у иностранных ученых. Вильком (1852 г.) дает такое определение: «Степь есть равнина, лишенная пахотной земли, почва которой состоит из осадков, образовавшихся в доисторическое время и содержащих соль» (по Бекетову, 1886). По мнению А. Н. Бекетова, это определение страдает чрезмерной узостью. Е. Варминг в «Экологической географии растений», первое издание которой появилось в 1895 г., сетует, наоборот, на слишком широкое применение термина степь: «В ботанике существуют многие формации, которые называются „степями"; говорят: „злаковые степи", „кустарниковые степи", „засоленные степи", „суглинистые и глинистые степи", а также песчаные степи и пустынные степи; кроме того, степи обозначаются по преобладающему растению (Artemisia-степь, Stipa-степь и т. д.)» (Варминг, 1902). Далее как крайние примеры он приводит, что Гумбольдт без всякого основания называет степями южноевропейские пустоши, а Миддендорф «ледяными степями» наименовывает тундры. Последнее, однако, может быть и оправдано для того времени, середины XIX в., если вспомнить существование «степной думы» у тунгусов.

Насколько плохо были знакомы за границей с русскими степями, показывает, например, описание их у известного, весьма эрудированного немецкого ученого прошлого века Гризебаха. Он утверждает, например, что летом поверхность почвы в степях совершенно высыхает, и «тогда между луговинами образуются щели и все растения гибнут» (Гризебах, 1874). Нисколько не кажется странным такое предположение, но возможно, что именно это утверждение Гризебаха наложило свой отпечаток на приведенное выше определение степи, данное Красновым.

В издании 1918 г., предпринятом совместно с Гребнером и носящем название «География растений», Варминг целиком повторяет все, сказанное им ранее относительно представления о степях у иностранных ученых. По-видимому, почти за четверть века, протекших со времени появления первого издания труда Варминга, представление о степи за границей не стало более определенным и едва ли оно яснее стало и теперь. Иностранные ученые и теперь недостаточно ясно представляют себе, что такое русские степи.

Из издания в издание переносится без изменений следующее определение степи в «Географии растений» Гребнера (1914, 1922): «Степи представляют из себя редкие леса из довольно низких, часто колючих деревьев»(!!). Правда, определение это касается растительности Африки, но самый термин «степь» здесь неуместен. Как отмечает А. П. Ильинский (1937), И. Подпера и некоторые другие чешские ботаники степями называют изреженные человеком сосновые боры! Здесь комментарии излишни.

В наши дни польский ботаник В. Шафер (1956) дает такое, ко многому обязывающее определение: «Степь представляет собой всегда безлесную, не совсем сомкнутую формацию из ксерофильных травянистых растений; часто злоупотребляют понятием „степь" для определения различных локальных ксерофильных травянистых группировок, находящихся в областях, где всегда росли леса. Степь представляет собой тип растительности, обусловленный прежде всего климатическими условиями и связанный с континентальным климатом, с суровой зимой и жарким летом. Годовое количество осадков составляет примерно от 50 до 35 см, причем они распределены неравномерно: максимальное количество их выпадает весной, а минимальное — во второй половине лета».

При остепнении площадей, бывших лесными, мы, следовательно, по мнению Шафера, не имеем права считать возникшие группировки степными, хотя бы они ничем в своей структуре от степных не отличались. Подходя к растительности с этой меркой, сколько же степных группировок, особенно в лесостепи, пришлось бы исключить из состава степной растительности только по топографическому признаку! Но где же критерий для отличения «отвечно» существующих степных участков от новообразованных? Неточно и утверждение, что максимальное количество осадков в степях выпадает весной, а минимальное — во второй половине лета. В русских степях распределение осадков, как правило, обратное (Лавренко, 1940).

В сводной работе, посвященной методам учета и исследования растительности, вышедшей в 1954 г., и в переведенной на русский в 1957 г. работе, являющейся сводкой литературы по методике геоботанических исследований главным образом травянистой растительности, причем наиболее полно использована литература, имеющаяся на английском языке, Дороти Браун (1957) называет «кустарниковой степью» типичную полупустынную растительность, самым непозволительным образом путая при этом не только различные типы растительности, но и жизненные формы (кустарники — полукустарники). Этого промаха нельзя оправдать даже с хозяйственно-луговодческой точки зрения, так как полукустарники, имея стебли на значительном протяжении травянистыми, в хозяйственном отношении — травы. Редактор русского издания упомянутой книги Т. А. Работнов почему-то не отмечает эту существенную геоботаническую ошибку, хотя и указывает на неточность в трактовке жизненных форм.

В СССР в связи с расширением геоботанических исследований и усилением внимания к теории с 20-х годов возобновляются поиски наиболее точного определения понятия «степь». При этом уже явно обозначаются два направления в понимании термина: географическое — степь как «пространство» и геоботаническое — степь как тип растительности. Часто эти представления о степи продолжают перекрещиваться, даже в трудах

выдающихся ботаников. В ряде определений степь — это прежде всего «пространство». Зачастую по-прежнему неясно отграничивается от степи пустыня. Принцип, выдвинутый И. К. Пачоским, забыт.

Согласно Б. А. Келлеру (1938): «Травяная степь есть господство многолетних трав, среди которых главное значение имеет особая жизненная форма злаков. Эти злаки растут в виде плотных дерновин с узкими, щетинистыми, торчащими кверху листьями, которые обыкновенно бывают сложены в трубку». Определение это касается только травяной степи, оставляя в стороне степь кустарниковую; в то же время посевы многолетних трав также могут подойти под это определение. Кроме того, не у всех степных злаков листья щетиновидны и сложены в трубку.

Согласно Е. П. Коровину (1934): «Под именем степей. . . мы будем описывать ландшафты с многолетней травянистой растительностью, образованной из засухоустойчивых форм, собранных в закрытые сообщества, т. е. образующие более или менее сомкнутый травостой».

В этом определении снова не находит места степь кустарниковая и не исключаются посевы трав. Сомкнутый травостой может быть местами и в пустыне; кроме того, явно ошибочно считать главным признаком закрытого сообщества сомкнутость травостоя. Например, бурьян на залежи — сообщество не закрытое, хотя и с сомкнутым травостоем, как, впрочем, и почти всякие заросли, а типичные пустынные группировки, несмотря на разреженный травостой, — сообщества закрытые.

Л. С. Берг (1937) полагает, что «. . . под именем степей следует понимать пространства более или менее ровные, безлесные, незаливаемые полыми водами, не заболоченные и покрытые в течение всего вегетационного периода более или менее густой травянистой растительностью на почвах типа черноземов». Интересно что определение это в некоторых отношениях прямо противоположно определению, данному Красновым. Но речь здесь идет снова только о травянистой растительности. Южные степи не бывают покрыты травянистой растительностью, которую можно квалифицировать как более или менее густую, особенно в конце вегетационного периода. Посевы многолетних трав снова не будут исключены этим определением.

М. Г. Попов (1940) — сторонник узкого понимания степи. Отмечая частые случаи неправильного употребления термина «степь» в современной литературе, он дает следующее определение этого понятия: «Мы являемся сторонниками узкого понимания этого термина в смысле обозначения им растительных сообществ, основной фон которых составляют дерновинные злаки, главным образом степные ковыли и степной типчак, т. е. определенные виды рода ковыля и типчака. . .».

Но возможно ли отнести к степям остепняющуюся залежь, на которой нередко преобладают ковыли и наряду с ними в несколько меньшем обилии виды бурьяна? Или же разреженные дубовые колки с травянистым покровом, среди которого господствуют ковыли, что нередко можно встретить, например, в Башкирской АССР и в Куйбышевской области?

Известный степевед В. В. Алехин предлагал (1947) под именем степей понимать «водораздельные сухие пространства, более или менее ровные, безлесные, покрытые в течение всего вегетационного периода более или менее густой, сравнительно сухолюбивой (ксерофильной) травянистой растительностью на почвах типа черноземов». Как и во многих предыдущих определениях, здесь не предусмотрена степь кустарниковая и в то же время не исключаются посевы многолетних трав. Кроме того, непонятно требование непременной приуроченности степей к водораздельным пространствам. Разве же степь на склонах перестает быть степью?

Ряд различно сформулированных определений степи дает известный степевед нашего времени Е. М. Лавренко; последнее из опубликованных (1957) таково: «Степь — тип растительности, представленный сообществами, состоящими из многолетних микротермных ксерофильных (морозо- и засухоустойчивых) травянистых растений (главным образом дерновинных злаков)». К сожалению, приходится отметить, что и этому, наиболее современному из определений степи присущи недостатки, уже отмеченные выше: остепняющиеся залежи и посевы некоторых многолетних трав должны быть признаны степью, не находится места для степи кустарниковой.

Последние по времени определения степи, появившиеся в литературе, не являются ни более краткими, ни более точными, чем большинство из предыдущих. Весьма расплывчато определение степи у В. Францессона (1955): «Степь — обширная территория, покрытая в целинном состоянии обильной травянистой, преимущественно многолетней злаковой растительностью, приспособившейся к произрастанию в условиях более или менее засушливого климата».

Не менее неудачно оно и у Ф. Н. Милькова (1960): «Степь — травянистый тип растительности более или менее ксерофитного характера, с сомкнутым или почти сомкнутым травостоем, произрастающий на черноземных и каштановых почвах».

Подводя общий итог приведенным здесь, наиболее распространенным в ботанико-географической литературе определениям степи, можно выделить следующие основные группы признаков, которые привлекаются различными исследователями для определения этого явления.

1. Признаки географо-геоморфологические: равнинность, безлесные и безводные пространства.

2. Почвенные: почвы черноземного или каштанового типа.

3. Климатические: более или менее засушливый, континентальный климат.

4. Экологические: степь как тип более или менее ксерофильной травянистой растительности, господство жизненной формы дерновинных злаков.

5. Биологические: степь как господство многолетних травянистых растений.

6. Систематические: степь как господство определенных видов злаков — ковылей, типчака; иногда — травянистых двудольных.

7. Морфологические: более или менее сомкнутый травостой.

Рассмотрим же критически все те признаки, которые привлекаются для определения степи.

Признаки географо-геоморфологические являются вообще в значительной степени «местными», не характерными для степей в целом. Поэтому они не должны вводиться в определение.

Признаки почвенные также не настолько характерны, как это представлялось ранее. На почвах типа черноземных, которые первоначально считались исключительной принадлежностью степей, могут встречаться еще и луга и леса. Да и сама степная растительность не привязана непременно к черноземам или каштановым почвам («каменистая степь» и пр.).

Климат в пределах ареала степей также достаточно изменчив, чтобы включать его в определение.

Следующие четыре группы признаков, привлекаемых для определения понятия «степь», свойственны самой растительности, но ценность их различна. Недостаточно четко определение степи как «господства многолетних травянистых растений». Для степной растительности характернейшим является преобладание определенных ксерофильных злаков или кустарников, которые являются здесь эдификаторами и зачастую доминантами. Едва ли следует принимать при этом во внимание так называемые «разнотравные степи», чрезмерно расширяя этим понятие степей. По-видимому, дальневосточные танацетники и другие типы «степей» с преобладанием двудольных трав — это группировки не сформировавшиеся или же выродившиеся, — степи, превратившиеся при недостаточном выпасе в бурьянистые заросли, — явление, которое можно наблюдать и в европейской части Советского Союза.

Сомкнутость или несомкнутость травостоя — признак весьма непостоянный, изменчивый даже в течение одного лета и поэтому не должен входить в определение.

Для степей характерны именно ксерофиты, что отличает их от лугов, где господствуют мезофиты. Этот признак встречает возражения (Дохман, 1956) вследствие недостаточности имеющихся в настоящее время данных о степени ксеро- и мезофилии того или иного вида, зависимости этого признака от местообитания и пр.

Однако более ясного признака для разграничения степей и лугов, чем этот, предложенный А. П. Шенниковым (1935), пока не существует. Г. И. Дохман (1956) совершенно справедливо указывает, что при решении подобных вопросов необходим всесторонний учет факторов. Однако путь этот слишком сложен и далеко еще не пройден фитоценологией. Если же не подходить к вопросу чисто схоластически, не требовать непременно резкого разграничения явлений во всех случаях, то признаки экологические будут достаточно характерными. Типичные степи отличаются от типичных лугов уже на глаз благодаря господству явных ксерофитов, отличают их и особенности структуры; отнесение же существующих в природе группировок, переходных между суходольными лугами и степями к тому или иному типу растительности, будет, по-видимому, всегда несколько субъективным вследствие отсутствия «резких пограничных линий» между явлениями в природе.

Анализируя все приведенные выше определения степи в целом, мы можем отметить два, присущих им всем крупнейших недостатка: 1. Ни один автор после Пачоского не ставит непременным условием для выделения степи определенное сложение, определенную структуру растительного покрова, характерную для степи, понимаемой как фитоценоз. 2. Почти ни в одном определении не находит места характернейшая для степей группа ассоциаций кустарниковой степи. И, если кустарниковые группировки еще возможно исключить из определения степей, условно понимаемых как тип только травянистой растительности, то игнорирование вопросов структуры степных фитоценозов немыслимо для фитоценолога и может привести, да на практике и приводит, к ошибкам. Структура степной растительности является важнейшим признаком степи.

Если мы поставим целью установить наиболее рациональное ботаническое определение термина «степь», то прежде всего важно будет твердо принять, что степь для ботаника — это своеобразная растительность, и определение ее должно быть сделано, исходя из свойств, присущих самой растительности. Следовательно, раннее «житейское» представление о степи как пространстве, вносящее вредную путаницу, в ботанике должно быть решительно отброшено.

Точное понимание основного содержания термина «степь» внесет определенность по крайней мере в постановку ряда проблем, связанных с ним, а, быть может, и в решение их. Например, постоянная путаница представлений о степи как пространстве и степи как растительности, что, разумеется, не одно и то же, вносит много неясного уже в самую постановку «вечной» проблемы взаимоотношения леса и степи. Ведь неоспоримо, что степные пространства всегда несли самую разнообразную растительность, в том числе даже и островки леса, и сплошные леса совсем не обязательно контактировали на широком фронте со степной растительностью; степная растительность, как это установлено многочисленными наблюдениями, без достаточно интенсивного воздействия животных превращается в бурьяны, состоящие почти из тех же видов, что и степная растительность, но ассоциированные совсем иначе. Тенденция к такому «вырождению» во времена доисторические, когда действие выпаса было несомненно случайным и менее напряженным, конечно была большей и степи-пространства могли быть покрыты в значительной своей части в сущности нестепной растительностью. Формировавшаяся среди степи бурьянистая растительность, образующая менее «замкнутые» группировки, представляла большие возможности для вселения деревьев и возникновения леса. А между тем вопрос о наступлении леса на степь издавна толкуется не как *вселение деревьев* на травянистые пространства, а как непосредственная борьба двух типов растительности — лесного и степного, противостоящих друг другу, как две вражеские армии. Аналогия доводится до того, что лес, наступая на степь, будто бы «высылает» авангарды в виде кустарников, захватывающих определенные площади среди степей и подготавливающих их для занятия лесом.

Итак, определение степи должно в первую очередь констатировать, что степь — это растительность. Затем должно быть отмечено, что растительность эта имеет своеобразную структуру как в пространстве (ярусы, синузии и пр.), так и во времени (аспекты). Третье, что должно быть учтено, — это свойства самих эдификаторов, так как они, собственно, и определяют общий характер степного сообщества.

Учитывая все сказанное выше, можно дать следующее краткое определение степи: *степь — это тип растительности, ассоциации которого определяют эдификаторы ксерофилы* (преимущественно дерновинные злаки, реже особые виды кустарников) и *специфическая структура* (как в пространстве, так и во времени).

ЛИТЕРАТУРА

Аксаков С. Т. (1852). Записки ружейного охотника Оренбургской губернии.— Алехин В. В. (1947). Степь. БСЭ, 52. — Бекетов А. Н. (1874). Примечания к книге Гризебаха «Растительность земного шара», I. — Бекетов А. Н. (1886). О Екатеринославской флоре. — Берг Л. С. (1937). Природа СССР. — Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Варминг Е. (1902). Распределение растений. — Высоцкий Г. Н. (1904). Степи Европейской России. Большая энциклопедия русск. сельск. хозяйства. — Голенкин М. Н. (1901). Примечания к переводу книги Варминга «Ойкологическая география растений». — Гребнер П. (1914). География растений. — Гризебах Г. (1874). Растительность земного шара, I. — Даль В. (1882). Толковый словарь живаго великорусского языка. — Дохман Г. И. (1956). Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. В сб., посвященном акад. В. Н. Сукачеву.— Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Келлер Б. А. (1938). Растительность СССР, I. — Коржинский С. И. (1888). Северная граница черноземностепной области. — Коржинский С. И. (1901). Степь. Энциклоп. сл. Брокгауз и Эфрон.— Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии.— Краснов А. Н. (1894). Травяные степи северного полушария — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (1957). Степь, БСЭ. — Мильков Ф. Н. (1960). Словарь-справочник по физической географии. — Пачоский И. К. (1890). Ергени, как граница Европейской и Азиатской растительности. Вестн. естествозн., 9. — Перетяткович. (1882). Поволжье в XVII и начале XVIII века. Имп. Новоросс. унив. — Попов М. Г. (1940). Растительность Казахстана. — Преображенский А. Г. (1959). Этимологический словарь русского языка. — Талиев В. И. (1895). Северная граница чернозема. . . — Толковый словарь русского языка. (1940). Под ред. Ушакова. — Францессон В. (1955). Степь. Сельскохозяйственная энциклопедия. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Эверсманн Э. А. (1949). Естественная история Оренбургского края. — Graebner P. (1929). Leherbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. — Warming — Graebner. (1918). Pflanzengeographie.

Башкирский
сельскохозяйственный институт,
г. Уфа.

(Получено 22 XI 1961).

WHAT IS THE «STEPPE»?

By V. D. Avdeyev

SUMMARY

The author points out a considerable vagueness of the concept of «steppe» as a peculiar type of vegetation. The paper comprises a linguistic analysis of the word «steppe» and of the corresponding terms in other languages as well as a comprehensive critical discussion of the interpretations of the steppe as a type of vegetation, or a type of landscape in the works of the eminent phyto-geographists, geobotanists and investigators of flora. A new brief definition is proposed of the concept of the steppe as a type of vegetation, the plant associations of which are determined by the xerophilous dominant plants (mostly turf—forming grasses, more rarely, certain particular species of shrubs) and by the specific structure (both in space and in time).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.087.1 : (582 : 0.01.4)

В. М. Шмидт

БИОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД В БОТАНИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ

В современном естествознании все более значительную роль начинают играть новые отрасли, расположенные на стыке классических наук. Такими отраслями знания, в достаточной степени оформившимися в качестве самостоятельных, обладающих внутренней логикой развития наук являются, например, биохимия, биофизика, биометрия, кибернетика.

Выделение этих пограничных наук не означает, что старые науки исчерпали возможности своих специфических методов исследования, и не сводится к замене исследних методами химии, физики, математики и математической логики. Смысл внедрения новых наук в различные области естествознания заключается в первую очередь в том, что в помощь старым средствам исследования, нередко несвободным от элементов субъективизма, привлекаются более точные и объективные методы качественной и количественной оценки природных явлений.

Биометрия, вооружая биолога мощными математическими приемами анализа материала, в значительной мере помогает избежать субъективизма в интерпретации биологических данных. Тем самым она приобретает особое значение для систематики, которая, как известно, нередко страдает указанным недостатком.

К сожалению, биометрический метод, основы которого были заложены школой К. Пирсона в начале XX в., применяется в систематике растений весьма редко. Наибольшее количество зарубежных фитобиометрических работ падает на 1890—1910 гг. (Ludwig, 1887, 1889, 1890, 1895, 1897, 1898; Haacke, 1896; Weisse, 1897; Lucas, 1898; Weldon, 1901; Lee, 1902; Pearson a. Yule, 1902; Shull, 1902; Tower, 1902; Wilcox, 1902; Tropea, 1907; Vogler, 1910а, 1910б, 1910в, и др.).

Большинство этих работ было нацелено, однако, не на разрешение систематических вопросов, а на исследование приложимости так называемого «закона Людвига» к варьированию числа краевых цветков в корзинках *Compositae*. Этот же вопрос впоследствии обсуждался Шимкевичем (Szymkiewicz, 1923, 1928, 1929, 1934) и Шиналом (Szynal, 1934).

В последнее время интерес к применению биометрии в систематике за рубежом, по-видимому, снова повышается (Pritchard, 1959—1960; Morishima a. Oka, 1960; Soria a. Heiser, 1961; Pogan, 1961, и др.).

В нашей стране биометрический метод рано нашел себе применение в ботанической систематике. Так, например, В. М. Арциховский (1906), изучив биометрически рост (высоту) нескольких видов растений из разных семейств в различных экологических условиях, показал, что не существует единой средней нормы роста и что «видовым признаком растения является способность осуществлять норму роста при определенных условиях» (стр. 15). С. С. Ганешин (1916) биометрическим путем установил сезонные расы *Melampyrum nemorosum* L. На основании биометрических данных В. Н. Сукачев (1918) пришел к убеждению о несостоятельности выделения *Chrysanthemum ircutianum* (DC.) Turcz. в особый вид. Интересные для систематики результаты получены с помощью рассматриваемого метода также в работах А. Гордягина (1907, 1920), В. П. Малеева (1926), С. Г. Тамамшян (Тамамшева, 1927) и др.

В указанных работах применялись главным образом простейшие биометрические приемы (вычисление и сопоставление параметров вариационных рядов, сравнение кривых). По-видимому, новизной метода и недостаточным знакомством с его возможностями следует объяснить то, что авторы не всегда прибегали к определению достоверности получаемых показателей. Это обстоятельство приводило иногда к малоубедительным выводам.

В качестве примера можно сослаться на работу Н. М. Павловой (1923), в которой дается биометрический анализ «мелких систематических единиц» сборного, по ее мнению, вида *Plantago major* L. Принятое в работе число наблюдений ($n=50$) было явно недостаточным ввиду сильной изменчивости исследуемых признаков. По нашим подсчетам, для 11 вариационных рядов (31.4%) из 35 коэффициент достоверности опыта $P>5$. Это означает, что в 11 случаях полученные автором данные недостоверны. Не

зная или не заметив этого, Павлова использовала эти данные, снизив тем самым на одну треть достоверность окончательных выводов.

В отдельных случаях имело место также явное недопонимание задач биометрического метода в систематике. Так, В. Н. Хитрово (1907) пытался подменить определение растений видов *Euphrasia* формальным «определением» проб (выборок) из популяций. Между тем, как справедливо отмечает И. Т. Васильченко (1958), ввиду сильной трансгрессии основного признака (высоты основания соцветия) до 30% особей в разных пробах оказываются неразличимыми. Естественно, что такой подход к определению объектов не мог вызвать сочувствия среди систематиков. Заметим, что он несомненно чужд задачам биометрического метода исследования.

Подобного рода неудачи способствовали в последующие годы потере интереса и распространению недоверия к новому методу. Однако неизбежные при внедрении всякого новшества промахи не должны создавать превратного впечатления о предмете в целом.

Учитывая, что биометрический метод в настоящее время почти не применяется отечественными систематиками и недостаточно хорошо им знаком, мы ставим своей задачей теоретически показать целесообразность внедрения этого метода в ботаническую систематику, его специфику, сущность, место и решаемые задачи в систематическом исследовании. Разумеется, мы не можем вдаваться в рассмотрение техники конкретных биометрических приемов, ограничиваясь изложением их сущности и значения и отсылая читателя к ряду доступных для биолога новейших учебных пособий (Романовский, 1939, 1947; Kendall, 1951—1952; Финни, 1957; Фишер, 1958; Ван дер Варден, 1960; Юл и Кендэл, 1960; Леонтьев, 1961; Митропольский, 1961; Рокицкий, 1961; Снедекор, 1961; Плохинский, 1961; Hristow, 1961; Weber, 1961; Бейли, 1962).

I

Прежде всего, необходимо убедиться в том, что не существует никаких объективных соображений, вынуждающих систематиков игнорировать биометрический метод в своей работе. Запаздывание внедрения этого метода в систематику, помимо отмеченных выше частных неудач, в известной мере обусловлено традиционной нелюбовью биологов к математике, отсутствием ясного представления о сущности и возможностях метода и преувеличением сложности биометрических вычислений. Эти причины, будучи по сути своей субъективными, находятся в определенном противоречии с ходом развития современной биологии. Их можно и нужно ликвидировать. Трудоемкость и длительность биометрических операций, на которые иногда ссылаются, могут быть значительно сокращены за счет использования современной счетной техники. Что же касается мнимой недоступности или чрезвычайной сложности расчетов, то достаточно сослаться на слова Дж. Юла (Yule, 1911), который еще в предисловии к первому изданию своего «Введения в теорию статистики» указывал, что все, что требуется от читателя — «. . . это знакомство с алгеброй, включая бином Ньютона, и с теми элементами аналитической геометрии, которые в последнее время обычно включаются в алгебру».

Следовательно, несмотря на то, что биометрия широко использует понятия высшей математики, освоение целого ряда важнейших приемов вполне возможно даже на базе математических знаний в объеме средней школы.

Иногда возникают сомнения по существу дела: допустимо ли вообще применение математики в биологии и в систематике в частности? Мыслимо ли передать качественную специфику живых объектов чисто количественными методами и не приведет ли такая попытка к механицизму и метафизике?

Для того чтобы отвести подобного рода сомнения, следует обратиться к истории развития систематики как науки. Нетрудно видеть, что с самого своего зарождения систематика вынуждена была оперировать количественными показателями. Первые же систематики столкнулись с понятием «признак». Очень скоро появились представления об изменчивости признаков, их неравноценности, о «хороших» и «плохих» признаках, а это заставило вводить в описание простейшие оценки (большой, маленький, узкий, широкий и т. д.), в которые вкладывался определенный *количественный* смысл. Затем стали переходить к более точной *цифровой* характеристике признаков (высота, длина, ширина, количество органов и т. д.), прибегая к элементам *подсчета* и *измерения*.

Известно, что система Линнея базировалась на таком чисто количественном признаке, как *число* тычинок. Естественные системы потребовали поисков большого числа надежных признаков, свидетельствующих о родстве или различии тех или иных таксонов. В конце концов субъективистское представление о «*spiritus systematicus*» как критерии достоверности выводов автора перестало удовлетворять запросы науки. В описания и ключи вводилось все большее количество *числовой* информации и в настоящее время они буквально пестрят *цифровыми* данными.

Как видим, стихийная математизация систематики продолжается длительное время. Тем более обидным является тот факт, что научный уровень этой математизации остается примерно тем же, что и во времена К. Линнея.

В самом деле, каким путем получаются цифровые данные типа «*длина листа (10)15—20(45) мм*», которыми так изобилуют современные систематические работы? Обычно эти данные, претендующие на точность («предельные», редкие значения признака недаром берутся в скобки!), добываются посредством нескольких *прикидок* на

гербарных образцах. Нередко подобные цифры, справедливые для нескольких экземпляров, плохо отражают истинный характер варьирования признака в пределах всего таксона, вызывают недоразумения при определении и ведут к последующим (и часто не более объективным!) ревизиям.

Мы не подвергаем здесь сомнению необходимость описания типа и правомерность выделения нового вида по одному экземпляру: последнее, как хорошо известно, может иметь место и быть вполне достоверным. Однако в таком случае описание относится к экземпляру, а не к виду в целом, и дальнейшее изучение обычно приводит к существенному изменению первоначального представления об изменчивости признаков данного таксона.

С другой стороны, при наличии обильного материала, как бы ни был опытен и натренирован глаз систематика, он не в состоянии уловить все детали поведения изучаемых признаков у множества особей. В результате окончательный вывод может носить отпечаток индивидуальных качеств и склонностей исследователя.

Сама логика развития систематики требует перехода к более точным количественным оценкам признаков. Но если нельзя отрицать большого значения таких оценок, то нельзя и отказываться от получения их посредством соответствующего метода.

Закономерность внедрения биометрии в систематику вытекает и из некоторых соображений иного порядка. Недавно П. В. Терентьевым (1961) высказана интересная мысль о том, что систематические категории представляют собой как бы «*сгущения*» в общем поле континуума. Действительно, наблюдаемая систематиками дискретность систематических категорий объясняется их дивергенцией в ходе эволюции и нередко усугубляется вымиранием промежуточных форм. Эта дискретность, следовательно, не извечна. Линия эволюции по существу своему непрерывна, а так как одновременно изменяется масса признаков, но с разной скоростью и с разной степенью взаимной связи, то в поле континуума образуются временные преходящие «сгущения» признаков, при известной концентрации характеризующие систематические категории. Мы рассматриваем каждое сгущение как некоторый качественно новый этап эволюции, сложившийся в ходе постепенного накопления количественных изменений признаков. Точный анализ *сгущений* возможен только с помощью биометрических приемов исследования.

Современное представление об эволюции приобретает все более определенный статистический оттенок. Так, например, А. Л. Тахтаджян (1959) и И. И. Шмальгаузен (1960) весьма удачно связывают его с основными понятиями кибернетики, теории вероятностей и математической статистики, способствуя тем самым построению логической и математической моделей эволюции органического мира.

Становится очевидным, что систематики, оперирующие главным образом видами, т. е. единицами эволюции, имеют дело с категориями в значительной мере статистического порядка. Не будет поэтому ошибочным утверждение, что *биометрическая интерпретация систематики есть отражение в нашем сознании статистической стороны таксономических категорий как определенных этапов процесса эволюции.* Это означает, что в философско-методическом аспекте нет никаких помех для внедрения биометрии в ботаническую систематику.

II

Специфика биометрического метода, отличающая его от других методов систематики, заключается в основном в следующих двух особенностях.

Первой особенностью метода является использование им *выборочных приемов наблюдения*, применяемых математической статистикой. Биометрическому анализу, как правило, подвергаются не одиночные особи, а статистические выборки, составленные по определенным правилам из некоторого множества экземпляров [1] изучаемого таксона. Задачей выборочного наблюдения служит получение достоверной информации о некоей генеральной (общей) совокупности особей (например, популяции или вида) на основе изучения специальными приемами сравнительно небольшой по объему выборки из этой совокупности. Таким образом, существует выборка, которую мы непосредственно наблюдаем, и генеральная совокупность, о которой мы хотим получить представление на базе изучения выборки, ибо охватить наблюдением всю совокупность целиком невозможно.

Если бы все особи были тождественны друг другу, то для получения полной информации о совокупности достаточно было бы изучить один экземпляр. В силу варьирования признаков не может быть даже двух тождественных особей, поэтому несколько случайных выборок из одной и той же генеральной совокупности неминуемо будут отличаться друг от друга в каких-то пределах.[2] Следовательно, данные

[1] В ходе анализа каждый экземпляр интересует нас лишь постольку, поскольку он несет часть содержащейся в выборке информации. Работа с отдельными экземплярами (составление выборки, подсчеты и измерения на растениях) — это, хотя и весьма ответственная, но только начальная стадия биометрического исследования. Разумеется, это не означает, что в дальнейшем невозможно вернуться к изучению отдельных особей.

[2] Здесь необходимо отметить, что существуют и легко могут быть определены те пределы, в которых отдельные выборки должны считаться принадлежащими к одной совокупности; иначе говоря, всегда имеется возможность точно установить, принадлежат ли изучаемые выборки к одной или к разным совокупностям.

анализа одной выборки не могут быть безоговорочно перенесены на всю совокупность. Параметры выборки служат лишь выборочными оценками истинных параметров совокупности, в какой-то мере приближающимися к последним.

Изучение многих выборок медленно повышает точность результата, но, помимо своей нерентабельности, такой подход и не нужен: статистика, опираясь на теорию вероятностей, знает способы распространения данных выборки на генеральную совокупность с определенной (и весьма высокой) степенью достоверности.

Мы подошли, таким образом, ко второй характерной особенности биометрического метода, заключающейся в использовании им основных положений *теории вероятностей*.

Необходимость вероятностной основы биометрического метода вытекает также из самой специфики биологических объектов исследования. Как известно, проявление признака в фенотипе осуществляется не жестко, однозначно, а по одному из возможных каналов в пределах нормы реакции генотипа, т. е. многозначно, в зависимости от условий среды. Каждый наблюдаемый признак обусловлен случайным сочетанием многих причин и описывается многозначной функцией типа $y=f(x, z \ldots)$, причем точки, соответствующие отдельным значениям признака у множества особей, не лежат непосредственно на одной кривой, а образуют вокруг нее облако рассеивания. Изучения же меры рассеяния случайных величин входит в компетенцию теории вероятностей.

Итак, сущность биометрического метода состоит в том, что на основании изучения сравнительно небольшой выборки мы можем с определенной степенью достоверности судить о характере варьирования признаков во всей генеральной совокупности огромного числа особей данного таксона. Сравнивая разные выборки, мы можем также с определенной достоверностью судить о степени их сходства и различия, о принадлежности их к одной или разным общим совокупностям (популяциям, видам и т. д.). Вероятность достоверности выводов при этом может быть задана наперед, но чаще она определяется впоследствии. Обычно выводы считаются достоверными, если вероятность ошибки составляет не более 5%, однако исследователь вправе ограничить себя и более высоким, например 1%-м или 0.1%-м доверительным уровнем.

Подобно любому другому методу систематики биометрия не дает, разумеется, прямого ответа на вопрос о таксономическом ранге изучаемого объекта. Но по сравнению с классическими методами систематики биометрический метод позволяет получить более объективные данные и способствует повышению степени достоверности выводов.

Каково же отношение биометрического метода к другим методам систематики? Всегда ли существует практическая необходимость в его применении? Как определить место рассматриваемого метода в систематическом исследовании? Попробуем ответить на эти вопросы.

При составлении определителей и флор ботаник обычно не в состоянии подвергнуть одинаково детальной обработке все систематические группы. Стоящие перед ним основные задачи — возможно полная инвентаризация видов растений данной флоры, правильное разграничение и описание таксонов, выявление комплекса их диагностических признаков — в случае «хороших» видов — могут быть удовлетворительно выполнены с помощью классических методов исследования. Однако при изучении «плохих» видов, переходных или «заходящих» форм, а также при анализе географической и экологической дифференциации видов без применения биометрии, по-видимому, невозможно получить достаточно объективные результаты.

Сильная изменчивость и трансгрессия делают глазомерную оценку таксономической и диагностической значимости признаков мало достоверной. В подобных случаях классические методы оказываются нередко несостоятельными, вызывая длительные споры и расхождения во взглядах систематиков (Шмидт, 1962а).

Таким образом, биометрический метод должен внедряться в первую очередь там, где существуют наиболее спорные и запутанные вопросы систематики.

Вместе с тем, надо выразить уверенность, что при монографических обработках и проведении специальных систематических работ, преследующих цели наиболее полного *биологического* познания объектов, не следует избегать биометрического метода даже при наличии «хороших» видов. Роль этого метода при изучении «хороших» видов состоит в выявлении их внутреннего многообразия и проверке данных других методов исследования.

Используя биометрический метод, необходимо, однако, полностью отдавать себе отчет в том, что *математический аппарат сам по себе ничего не решает.* Приступая к биометрическому анализу, исследователь вводит определенные входные *биологические* данные. Если эти данные не отвечают биологической сущности объекта, то при всей математической точности расчетов полученный результат будет биологически неверен, бесполезен или даже вреден для науки. Здесь уместно привести слова выдающегося представителя прикладной математики акад. А. Н. Крылова: «Подобно тому, как для получения хорошей муки надо засыпать хорошее зерно, так и в приложениях математики к решению практических вопросов надо прежде всего заботиться, чтобы те предположения и допущения, которые делаются для придания практическому вопросу математической формы, соответствовали действительности в мере практической потребности». (Газета «За социалистическую науку», № 9, 7 ноября 1932 г.). Поэтому к исследуемому материалу, помимо технических правил составления выборок, следует предъявлять строгие биологические требования. Главное из них заключается в том, что биометрическому анализу должно предшествовать всестороннее изучение объекта с помощью обычных методов систематики. *Биометрический метод призван не начинать, а заканчивать собою систематическое исследование.*

Выполняя математические построения, систематик оперирует с зашифрованными в формулах морфологическими признаками. Эти признаки, невзирая на любой шифр, остаются самими собою и в любой нужный момент могут быть дешифрованы. Всякий шифр сугубо формален, но это не должно отпугивать исследователей. Достаточно напомнить, что шифр электронных машин не менее, даже более формален, чем биометрический, но огромная польза от его применения не нуждается в пояснениях.

Биометрический метод в систематике следует рассматривать как количественное выражение классического морфологического метода в форме математического шифра изучаемых признаков. Обладая в силу своей специфики известной самостоятельностью, биометрический метод привносится извне в развитие основного морфологического метода в соответствии с запросами современной науки. Он может играть важную роль в разрешении многих спорных проблем систематики таксонов любого ранга, способствовать наиболее полному биологическому познанию объектов.

III

Определив необходимость, сущность и место биометрического метода в систематике, рассмотрим вкратце основные задачи, которые можно решать с помощью этого метода. Такими задачами являются: 1) *разграничение систематических категорий любого ранга на наиболее объективной основе, 2) познание внутривидового многообразия, географической и экологической дифференциации, а также популяционной структуры вида и 3) улучшение ключей и описаний для нужд практического определения объектов за счет введения в текст точных количественных характеристик признаков.*

Разрешение любой из этих задач начинается с биометрического изучения признаков в выборках из генеральных совокупностей. Выборки могут составляться как из природных популяций исследуемого таксона, так и за счет использования гербарных сборов прошлых лет, представленных в гербариях достаточно случайными в смысле времени и места сбора экземплярами растений. Однако цели анализа в этих случаях несколько различны. В первом случае мы получаем сведения о популяционной структуре вида, об изменчивости признаков в популяциях в зависимости от экологических и географических факторов среды. Во втором случае оказывается возможным составить более общее представление о размахе изменчивости в пределах всего таксона в целом, абстрагируясь от влияния указанных факторов. Наилучший результат дает сочетание анализа выборок как того, так и другого типов.

Рассчитываемые параметры вариационных рядов признаков (среднее арифметическое, среднее квадратическое отклонение, вариационный коэффициент и др.) вместе с графическим изображением ряда в форме вариационной кривой или гистограммы характеризуют изменчивость признака в данной выборке.

Поскольку данные выборок могут быть распространены на соответствующие им генеральные совокупности, то сопоставление параметров вариационных рядов двух выборок приводит к определению степени сходства или различия между сравниваемыми совокупностями (например, видами). В простейшей форме такое сопоставление осуществляется с помощью критерия t, но более точные данные могут быть получены при использовании критериев согласия хи-квадрат (χ^2) и лямбда (λ).

Применение указанных критериев позволяет выделить признаки, способствующие теоретическому разграничению таксонов. Однако диагностическая ценность признаков должна устанавливаться с учетом характера вариационных кривых (Шмидт, 1962а). Дело в том, что разграничительные признаки, несмотря на достоверность различия, могут быть мало пригодны для диагностики вследствие трансгрессии (захождения), что отчетливее всего проявляется на графике.

В подобных случаях возникает также опасность ошибочного истолкования трансгрессии признаков в таксономическом отношении. Действительно, утверждение, что трансгрессию следует расценивать в качестве показателя дивергенции сравниваемых выборок и принадлежности их к разным систематическим категориям кажется таким же логичным, как и противоположное утверждение, что трансгрессия свидетельствует как раз об обратном. Между тем обе точки зрения, приложенные в абсолютной форме к отдельным признакам, являются вредными крайностями.

Дивергенция признаков особей исходного таксона как *процесс* лишь на определенной стадии приводит к обособлению и дивергенции новых таксонов как качественно новому *этапу* [1] процесса эволюции. Второе есть следствие первого, поэтому строить суждение о дивергенции как этапе на основании факта расхождения одного или немногих признаков было бы опрометчиво. Такой этап наступает тогда, когда дивергировало в достаточной степени достаточное количество признаков. Практически этот момент определить чрезвычайно трудно и биометрия, как и любой другой метод, дает в данном случае не сам вывод, а лишь материал для него.

С другой стороны, известно, что не только трансгрессирующие, но и полностью совпадающие признаки имеются и у «хороших» видов и у таксонов более высокого

[1] Разумеется, дивергенцию таксонов тоже можно рассматривать в качестве процесса. Но в данном случае нас интересует именно та стадия становления систематической категории, по достижении которой можно говорить о реальном существовании нового таксона в природе.

ранга. Признаки изменяются в ходе эволюции с разной скоростью, поэтому по одним из них даже у близких таксонов обнаруживается явное расхождение (отсюда возможность их распознавания), а по другим — даже более далекие друг от друга систематические категории могут совпадать или трансгрессировать (что дает возможность их объединения в таксоны более крупного ранга). Чем ближе степень родства исследуемых объектов, тем больше у них трансгрессирующих и совпадающих признаков, тем сильнее выражена трансгрессия. Следовательно, вопрос о таксономическом статусе категорий упирается в соотношение трансгрессирующих и дивергировавших признаков; это соотношение наряду с систематической ценностью и степенью трансгрессии отдельных признаков может служить показателем родства и относительного возраста таксонов. Поскольку, однако, мы не в состоянии изучить все признаки, судить о таксономическом ранге объектов по полученным частным данным следует с большой осторожностью, привлекая сюда все (а не только биометрические) результаты использования различных методов исследования. Существующие способы оценки дивергенции признаков, например по коэффициенту дивергенции (КД) С. Р. Царапкина (1960), не снимают необходимости использования комплексного критерия вида.

Биометрический анализ динамики популяций вида в различных экологических условиях (Шмидт, 1963б) может проводиться перечисленными выше способами плюс использование теории индексов и метода дисперсионного анализа. Дисперсионный анализ, сущность и техника которого наиболее доступно изложены Н. А. Плохинским (1961), позволяет устанавливать степень влияния внешних факторов на выраженность в популяциях того или иного признака.

Метод таксономического анализа Е. С. Смирнова (1960, 1961), подробно рассмотренный нами в другой работе (Шмидт, 1962б), дает возможность не только рационального объединения видов в серии или видовые ряды, но вообще может служить целям определения степени сходства и родства между таксонами любого ранга за счет изучения как качественных, так и количественных признаков. С помощью этого метода возможно также совершенствование отдельных звеньев филогенетической системы растительного царства.

Наконец, известны попытки использования биометрических приемов для облегчения практического определения объектов не только посредством введения в текст точных цифровых характеристик, но и путем использования особых методик. Можно сослаться на таксономический коэффициент Виттенберга (1923) и формулу Хейнке (Heincke, 1898), предназначенные для определения трансгрессирующих особей. Эти приемы, как было выяснено впоследствии П. В. Терентьевым, дают хорошие результаты только в случае отсутствия сильной корреляции между учитываемыми признаками.

Применение перечисленных биометрических методик во многих случаях может оказаться достаточным для разрешения указанных ранее трех основных задач. Но в случае необходимости и при желании получить еще более убедительные данные систематик имеет полную возможность углубить биометрическое исследование за счет использования приемов корреляционного анализа.

Корреляцию можно определить как определенную степень взаимосвязи двух или нескольких признаков. Явление корреляции морфологических признаков представляет собой внешнее выражение глубочайших внутренних процессов, происходящих в онтогенезе в результате опосредованного взаимодействия наследственных факторов с условиями внешней среды. Корреляция признаков в значительной мере отражает поэтому *внутреннюю* структуру объекта.

В ходе эволюции у каждого вида вырабатывается *специфическая* корреляционная структура, что представляет большой интерес для систематики. Корреляционный анализ и следует рассматривать в качестве способа углубленного познания отличительных особенностей систематических категорий.

Каждый коэффициент корреляции между парой признаков является в свою очередь систематическим признаком, специфическим или не специфическим для данного вида. В ходе корреляционного анализа число вычисляемых коэффициентов связи определяется формулой сочетаний (n^2-n): 2, где n — число признаков. Число коэффициентов намного превышает число первоначально взятых морфологических признаков. В результате этого имеет место своеобразное «*размножение*» последних. Это обстоятельство также имеет большое значение для систематики, повышая надежность разграничения таксонов за счет большого количества признаков.

В корреляционном анализе могут использоваться самые различные показатели связи: коэффициент корреляции (r), корреляционное отношение (η), коэффициенты Пирсона (C) и Чупрова (T), коэффициент ассоциации Юла (Q), коэффициент ранговой корреляции (ρ), теоретико-информационный коэффициент корреляции и др. Из перечисленных показателей как наиболее мощные и отражающие не только прямолинейную зависимость заслуживают предпочтения корреляционное отношение и коэффициент Чупрова, техника расчета которых хорошо изложена А. К. Митропольским (1961).

Первичное сопоставление корреляций может быть произведено с помощью критерия t или его графической модификации (Поморский, 1931).

Более глубокие данные дает применение метода корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959, 1960). Некоторые примеры использования корреляционного анализа для нужд систематики можно найти в одной из наших работ (Шмидт, 1963а).

Недавно Терентьевым (1961) рассмотрен вопрос о подборе необходимого и достаточного количества признаков для характеристики таксона. Оказалось возможным

на базе корреляционных плеяд выявить минимум достаточной информации, с помощью которой обеспечивается надежное определение объектов. Тем самым появилась перспектива разгрузки определителей от массы второстепенных признаков, несущественных при определении таксонов.

Перечисленные выше вопросы корреляционного анализа принадлежат к сфере так называемой «R-техники» современных зарубежных статистиков, которая занимается изучением корреляций между признаками, устанавливая их на множестве особей. Существует и обратная по смыслу «Q-техника», устанавливающая корреляции между парами особей (или парами таксонов) по отдельным признакам. Примером «Q-техники» может служить разработанный Мичнером и Сoкэлом (Michener a. Sokal, 1957, 1958) метод таксономического анализа, преследующий те же задачи, что и упомянутый ранее метод Е. С. Смирнова, но разрешающий их посредством коррелирования систематических категорий.

Наконец, следует упомянуть о весьма специфической проблеме филлотаксиса, разработка которой наиболее успешно ведется биометрическим путем (Richards, 1956). Теория филлотаксиса в дальнейшем может найти применение в систематике крупных таксонов и в филогенетике.

Применение биометрического метода исследования предоставляет богатейший материал для осмысливания полученных данных не только в систематическом, но и в общебиологическом аспектах.

Сопоставление характера варьирования некоторых изученных нами признаков видов и форм *Odontites*, дающих многовершинные вариационные кривые, с рядом литературных данных, свидетельствует о квантированности ростовых процессов у растений (см. Шмидт, 1961). Исследование корреляционных структур тех же объектов (Шмидт, 1963а) позволяет вплотную подойти к практически почти не изученной проблеме эволюции корреляций. Создается впечатление, что эволюция корреляций в ходе естественного отбора идет путем одновременной перестройки связей между немногими признаками при сохранении стабильности корреляционного скелета совокупности. При этом имеет место заметное усиление жизненноважных коррелятивных связей и повышение целостности объекта. Все это, очевидно, характеризует один из важнейших механизмов авторегуляции целостности организмов в развитии растительного мира.

С помощью метода корреляционных плеяд Р. Л. Берг (1961, и др.) показала отсутствие зависимости между размерами цветка и размерами всего растения у ряда энтомофильных видов, а также выявила стабилизирующую роль биотических факторов и роль функции полета в эволюции размеров семян.

Биометрический метод позволяет хорошо улавливать сезонную и экологическую изменчивость признаков растений. Так, например, В. Н. Сукачевым (1918) была показана сезонная периодичность моды числа краевых цветков у *Chrysanthemum ircutianum* (DC.) Turcz. Сезонные сдвиги в корреляциях между числом тычинок и пестиков у *Ficaria ranunculoides* DC. наблюдались Уэлдоном (Weldon, 1901) и Ли (Lee, 1902). А. Гордягин (1907) отмечал варьирование корреляций между числом краевых цветков и высотой стебля *Chrysanthemum sibiricum* DC. в зависимости от экспозиции склонов. Он же (Гордягин, 1920) наблюдал «варыв изменчивости» числа листочков околоцветника *Anemone patens* L. в результате засухи 1906 г. в окрестностях г. Казани.

Нет необходимости доказывать, что подобного рода работы, перечень которых, к сожалению, невелик, представляют интерес не только для систематики, но и для эволюционной теории.

В заключение хочется выразить надежду, что не претендующее на полноту изложение сущности, необходимости, места и возможностей биометрического метода, данное в этой работе, будет в какой-то мере стимулировать его применение в отечественной систематике.

Автор сердечно благодарит А. И. Толмачева, П. В. Терентьева и Н. А. Миняева за просмотр рукописи и ряд ценных советов.

Литература

Арциховский В. М. (1906). Рост как видовой признак у растений. Изв. Имп. бот. сада, 6, 2. — Бейли Н. (1962). Статистические методы в биологии. — Берг Р. Л. (1961). Корреляционные плеяды у растений. Тез. докл. 3-го совещ. по примен. матем. методов в биолог. — Ван дер Варден Б. Л. (1960). Математическая статистика. — Васильченко И. Т. (1958). О сезонно-диморфных видах. В сб.: Проблема вида в ботанике, I. — Виттенберг Г. Г. (1923). Трематоды сем. *Cyclocoelidae* и новый принцип их систематики. Тр. Гос. инст. эксперим. ветеринар., 1, 1. — Ганешин С. С. (1916). Сезонные расы *Melampyrum nemorosum* L. Тр. Бот. музея Акад. наук, 16. — Гордягин А. (1907). Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* (DC.). Тр. общ. естествоиспыт. Казанск. унив., 60, 5 — Гордягин А. (1920). Наблюдения над изменчивостью *Anemone patens* L. Тр. общ. естествоиспыт. Казанск. унив., 49, 5. — Леонтьев Н. Л. (1961). Техника статистических вычислений. — Малеев В. П. (1926). Наблюдения над из-

менчивостью *Polypodium vulgare* L. и *P. serratum* (Willd.) Futo нижней лесной зоны Абхазии. Изв. Абхазск. научн. общ., 3. — Митропольский А. К. (1961). Техника статистических вычислений. — Павлова Н. М. (1923). О мелких систематических единицах сборного вида *Plantago major* L. в окрестностях Старого Петергофа. Журн. Русск. бот. общ., 8. — Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. — Поморский Ю. Л. (1931). Вариационная статистика, 1. — Рокицкий П. Ф. (1961). Основы вариационной статистики для биологов. — Романовский В. И. (1939). Элементарный курс математической статистики. — Романовский В. И. (1947). Применение математической статистики в опытном деле. — Смирнов Е. С. (1960): Таксономический анализ рода. Журн. общ. биолог., 21, 2. — Смирнов Е. С. (1961). Структура трехчленного рода. Тез. докл. 3-го совещ. по примен. матем. методов в биолог. — Снедекор Дж. (1961). Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. — Сукачев В. Н. (1918). Биометрические исследования над *Chrysanthemum leucanthemum* L. и *Chr. ircutianum* (DC.) Turcz. Изв. Росс. Акад. наук, 12, 10. — Тамамшева С. (Тамамшян С. Г.) (1927). О расах *Lathyrus Aphaca* L. Вестн. Тифлисск. бот. сада, 2, 3—4. — Тахтаджян А. Л. (1959). Эволюция в терминах кибернетики и общей теории игр. Тез. докл. 3-го совещ. по примен. матем. методов в биолог. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9, 2. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Примен. матем. методов в биолог. — Терентьев П. В. (1961). Систематика рода жаба с биометрической точки зрения. Вестн. ЛГУ, 15, 3. — Финни Д. (1957). Применение статистики в опытном деле. — Фишер Р. А. (1958). Статистические методы для исследователей. — Хитрово В. Н. (1907). К систематике некоторых видов рода *Euphrasia*, обитающих в России. Тр. Бот. музея Акад. наук, 3. — Царапкин С. Р. (1960). Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами. В сб.: Примен. матем. методов в биолог. — Шмальгаузен И. И. (1960). Количество фенотипической информации о строении популяций и скорость естественного отбора. В сб.: Применение матем. методов в биолог. — Шмидт В. М. (1961). К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений. Вестн. ЛГУ, 9, 2. — Шмидт В. М. (1962а). Биометрическое исследование систематических отношений видов и форм *Odontites* Zinn северо-запада СССР. Вестн. ЛГУ, 3, 1. — Шмидт В. М. (1962б). О методе таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике. Бот. журн., 11. — Шмидт В. М. (1963а). Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zinn (сем. *Scrophulariaceae*). В сб.: Примен. матем. методов в биолог., 2. — Шмидт В. М. (1963б). Данные о естественном отборе в популяциях зубчатки осенней — *Odontites serotina* Dum. Бот. журн., 7. — Юл Дж. и М. Кендэл. (1960). Теория статистики. — Haacke W. (1896). Entwicklungsmechanisme Untersuchungen. Biol. Centralbl., 16. — Heincke Fr. (1898). Naturgeschichte des Herings. — Hristow W. K. (1961). Wahrscheinlichkeitsrechnung und mathematische Statistik. — Kendall M. G. (1951—1952). The advanced Theory of Statistics, 1 (1951); 2 (1952). — Lee A. (1902). Dr. Ludwig on Variation and Correlation in Plants. Biometrica, 1. — Lucas F. (1898). Variation in the number of ray-flowers in the white daisy. Amer. Naturalist., 32. — Ludwig F. (1887). Die Anzahl der Strahlblüten bei *Chrysanthemum leucanthemum* und anderen Compositen. Deutsch. bot. Monatschr., 5. — Ludwig F. (1889). Weitere Capitel zur mathematischer Botanik. Zeitschr. math. und naturw. Unters., 19. — Ludwig F. (1890). Die constanten Strahlencurven der *Compositae* und ihre Maxima. Schrift. naturwiss. Ges. Danzig, 7, 3—4, 10.— Ludwig F. (1895). Über Variationscurven und Variationsflächen der Pflanzen. Bot. Centralbl., 64, 1—8. — Ludwig F. (1897). Das Gesetz der Variabilität der Zungenblüten von *Chrysanthemum leucanthemum*. Mitteil. Thüring. bot. Vereins, 7, 10. — Ludwig F. (1898). Die pflanzlichen Variationscurven und die Gauss'sche Wahrscheinlichkeitscurve. Bot. Centralbl., 73, 4. — Michener C. D. a. R. R. Sokal. (1957). A quantitative approach to a problem in classification. Evolution, 11, 2. — Michener C. D. a. R. R. Sokal. (1958). A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. Univ. Kansas Sci. Bull., 38. — Morishima H. a. H. Oka. (1960). The pattern of interspecific variation in the genus *Oryza*; its quantitative representation by statistical methods. Evolution, 14, 2. — Pearson K. a. G. Yule. (1902). Variation in ray-flowers of *Chrysanthemum* etc. Biometrica, 1. — Pogan E. (1961). Odrebność gatunkowa i próba wyjaśnienia genezy *Alisma lanceolata* With. Acta Soc. bot. Pol., 30, 3—4. — Pritchard N. I. (1959—1960). *Gentinella* in Britain. Watsonia, 4, 4 (1959), 4, 5 (1960). — Richards E. J. (1956). Spatial and temporal correlations involved in leaf pattern production at the apex. В сб.: The growth of leaves. — Shull G. H. (1902). A quantitative study of variation in the Bracts, Rays and Disk of *Aster shortii*, *A. novaeangleae*, *A. punicens* and *A. prenanthoides*. Amer. Naturalist, 36. — Soria V. J. a. Ch. B. Heiser. (1961). A statistical study of relationships of certain species of the *Solanum nigrum* complex. Econom. Bot., 15, 3. — Szymkiewicz D. (1923). Recherches biométriques sur les Compos'es. Acta soc. bot. Pol., 1, 3. — Szymkiewicz D. (1928). Sur la portée de la loi de Ludwig. Acta soc. bot. Pol., 5, 4. — Szymkiewicz D. (1929). Études biométriques sur *Solidago virgo-aurea*. Acta soc. bot. Pol., 4, 4. — Szymkiewicz D. (1934). Observations biométriques. Acta soc. bot. Pol., 11 (suppl.). — Szynal T. (1924). Etudes biométriques sur racines. Acta soc. bot. Pol., 11, 1. — Tower W. (1902). Variation in the Ray-flowers of *Chrysanthemum leucanthemum* etc. Biometrica, 1. — Tropea C. (1907). La variazione della *Bellis perennis* L. in rapporto alle sue condizioni d'esistenza. Malpighia, 21. — Vogler P. (1910а). Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenstanden. Jahrb. St.-Gallisch. Nat. Ges. — Vogler P. (1910б). Neue variationstatistische Untersuchungen an Compositen. Jahrb. St.-Gallisch. Nat. Ges. — Vogler P. (1910в). Variation der Anzahl der Strahlblüten bei einigen Compositen. Beihf. Bot. Centralbl., 25, 1. — Weber E. (1961). Grundriss der biologischen Statistik. — Weisse A. (1897). Die Zahl der Randblüthen in Compositen Köpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Jahrb. wiss. Bot., 30. — Weldon W. (1901). Change in Organic Correlation of *Ficaria ranunculoides* during the Flowering Season. Biometrica, 1. — Wilcox E. M. (1902). Numerical Variation of the Ray-flowers of *Compositae*. Bot. Gaz., 33. — Yule G. (1911). An introduction to the theory of statistics.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 29 XII 1962).

УДК (018) : 001.2 : 581.526.45

В. Н. Макаревич

О ПРИМЕНЕНИИ МЕТОДА РАУНКИЕРА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ

С 2 рисунками

Распределение особей тех или иных видов в луговом фитоценозе может быть крайне разнообразным и зависеть от многих факторов. Оно обусловливается: во-первых, морфологическими и эколого-биологическими особенностями самих сообитателей и характером их размножения, а отсюда и сложившимися между компонентами ценоза взаимоотношениями; во-вторых, своеобразием почвенно-климатических условий формирования фитоценоза; и, в-третьих, способами использования луговых угодий.

Одним из наиболее распространенных методов изучения строения ценозов по характеру распределения луговых растений является определение встречаемости видов. Этим методом широко иользуются исследователи лугов как у нас, так и за рубежом.

Понятие «встречаемость» вида было введено в начале столетия датским ботаником Раункиером (Raunkiaer, 1909, 1918; Ильинский, 1925).

Метод Раункиера (в дальнейшем он будет обозначаться как метод R) характеризует частоту стояния особей видов в травостое сообщества. Заключается метод R в регистрации присутствия всех видов внутри брошенного в травостой железного кольца. Диаметр последнего 35 см, а общая площадь 0.1 м². Количество таких проб зависит от заданной степени достоверности получаемых данных. Обычно оно равняется 25, реже 50. Распределение площадок по территории ценоза всегда должно быть случайным. После завершения работы вычисляется коэффициент встречаемости каждого вида в процентах. Затем коэффициенты встречаемости каждого вида распределяются по 10 классам встречаемости (1-й класс — с видами, имеющими коэффициент встречаемости до 10%, 2-й от 11 до 20%, и т. д. до 100%). На основании этих классов можно вычерчивать кривые, характеризующие строение ценоза по встречаемости входящих в него компонентов.

В какой-то мере встречаемость видов, определяемая по методу R, близка к понятию обилие, отражающему плотность стояния видов в пределах ценоза. Числовое обилие характеризуется методом Друде. Но надо иметь в виду, как указывают и многие исследователи (Быков, 1953; Браун, 1957; Ярошенко, 1961 и др.), что зависимость между количеством особей того или иного вида на единице площади (густотой стояния) и характером их распределения проявляется слабо. Совпадение в какой-то мере может быть только при очень высокой степени однородности сложения травостоя (Ярошенко, 1961, рис. 41: 374). Если большим плюсом метода R является его объективность и возможность получения с его помощью данных с высокой степенью достоверности, то метод Друде крайне субъективен. Ботаники в разное время неоднократно указывали на необходимость отказа от глазомерной оценки обилия видов по Друде (Раменский, 1927, 1937, 1938, 1952; Уранов, 1935; Ипатов, 1962, и др.). Поэтому еще больше возрастает значение метода R для характеристики распределения видового состава травостоя по площади сообщества.

У нас (Шенников и Баратынская, 1923—1924; Сырокомская и Понятовская, 1960) методом R пользуются только с целью выяснения особенностей распределения того или иного вида по определенному участку. Без привлечения других методов учета состава, строения и продуктивности ценозов, одним методом встречаемости R нельзя характеризовать степень участия вида в сложении травостоя и его фитоценотическую роль.

Некоторые иностранные авторы (Hanson, 1934; Dyksterhuis, 1946) для уточнения степени участия вида в сложении травостоя предлагали помножать показатели, найденные одним методом, на данные, полученные другим. Например, цифровое выражение встречаемости какого-либо вида в процентах умножается на его вес или проективное покрытие. Полученные произведения эти авторы характеризуют как индексы ценотической значимости компонентов ценоза. Подобным же образом определяли степень участия видов в строении луговых сообществ И. В. Сырокомская и В. М. Понятовская (1960). Такое перемножение показателей, найденных методами, которые характеризуют травостой с совершенно различных сторон, все же мало достигает цели объективной оценки фитоценотической значимости вида.

По сути дела площадки по методу R это те же «квадраты», методом которых так широко пользуются за границей (Goodall, 1952а). Величина и конфигурация применяемых там «квадратов» или участков площадей крайне разнообразна: от круглых и квадратных до узких прямоугольных и даже точечных (Goodall, 1952б).

Метод «квадратов» за рубежом применяется не только для определения процента встречаемости видов на определенной площади и коэффициента общности между площадками, различными по тем или иным показателям (Jaccard, 1902). Устанавливается степень общности между участками и по таким показателям, как масса и количество побегов на единице площади, степень проективного покрытия (Ellenberg, 1956; Браун, 1957). Для получения этих данных у Элленберга приведена формула, являющаяся разработкой формулы Жаккара (Jaccard, 1902): $x=\frac{a\cdot 100}{b+c-a}$, где x — коэффициент общности частоты встречаемости вида по одному из выше перечисленных показателей, a — средний процент встречаемости видов, общих для двух площадок, b — средний процент встречаемости видов, характерных только для 1-й площадки, c — средний процент встречаемости видов, характерных только для 2-й площадки. Таким образом, в приведенной формуле вместо процента встречаемости подставляются данные о количестве побегов на определенной площадке, или о массе того или иного вида, или об его проективном покрытии.

В работах Де Фриса и других датских ботаников определение встречаемости видов по методу R успешно сочетается с методом порядка или ранга (Vries, 1937а, 1937б, 1938; Vries, Barbeta a. Hamming, 1954; Vries a. Boer, 1959; Vries a. Hoogers, 1959; Работнов, 1962). При определении встречаемости вида в пробах Де Фрис предложил, кроме отметки присутствия того или иного вида, отмечать и порядок его доминирования, т. е. в каждой пробе или в каждом квадрате указывать по 3 вида, занимающие ведущее положение по массе. Автор называет это методом порядка или ранга. На основании полученных данных устанавливается порядок доминирования вида для определенной территории — Dt. С этой целью используется следующая формула: $Dt=\frac{DF}{PF}\cdot 100$, где DF — частота доминирования, а PF — частота встречаемости этого вида. Иначе говоря, количество проб, в которых вид доминирует, делится на количество проб, где он встречен.

Зная Dt, можно графически изображать распределение видов по площади (Vries, 1937а; 1938; Браун, 1957). Dt Де Фрисом устанавливается в тесной связи с условиями существования растений и характером использования луговых угодий.

Определив порядок доминирования видов и имея данные по относительной встречаемости их для каждой градации условий существования, датские исследователи для всей территории Дании составили специальные таблицы-стандарты. Пользуясь этими таблицами, можно на основе данных о растительности устанавливать тип луга по характеру его использования и его эдафическим условиям.

Занимаясь изучением динамики луговых сообществ в зависимости от способов их использования, мы старались дать возможно более углубленную характеристику изучаемых ценозов и объективно проследить изменения, возникающие в их составе и строении (Макаревич, 1963). Параллельно выяснялась и эффективность тех или иных методов учета состава, строения и продуктивности травостоев на опытных участках. Некоторые методы при этом были исключены, другие несколько видоизменены и сфера их применения расширена.

Простая регистрация видов на площадках по методу R не отвечала поставленным задачам. Поэтому параллельно с отметкой встречаемости по этому методу, на каждой площадке R отмечались также обилие (численность) каждого вида, возрастной состав популяций всех видов и глазомерно — масса каждого вида. Иначе говоря, была сделана попытка получить дифференцированные данные по встречаемости видов на площадках R в связи с такими показателями, как обилие, возрастной состав популяций и масса.

При определении численности каждого вида на площадках R учитывалось, что обилие вида в ценозе, как неоднократно отмечал А. П. Шенников (1938, 1942), определяется, во-первых, его биологическими свойствами, во-вторых, условиями окружающей среды и, в-третьих, биологическими свойствами сообитателей, т. е. других компонентов ценоза.

При определении обилия в тех случаях, когда нельзя было установить точное количество особей вида на площадке, подсчитывалось число отдельно стоящих побегов. При этом применялись следующие градации: 1 — одно—два растения или один—два побега растений какого-нибудь вида на площадке R; 2 — от трех до шести растений (или побегов); 3 — семь или больше растений (побегов). Вероятно, следовало бы дать

еще одну градацию — виды, очень обильные по количеству побегов на единицу площади.

В качестве примера приводится часть данных рабочего учета встречаемости видов на площадках R по обилию (цифровые обозначения) [1] и по возрастному составу популяций (буквенные обозначения) на одном из опытных участков (табл. 1). В табл. 2

ТАБЛИЦА 1

Обилие и возрастной состав популяций различных видов на площадках R (удобренный участок луга с подсевом *Arrhenatherum elatius*, 1962)

Виды	Площадки											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Agrostis vulgaris	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг
Anthoxanthum odoratum	3вг	2вг	2вг	2вг	—	2вг	2вг	—	—	—	2вг	2вг
Alopecurus pratensis	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг
Arrhenatherum elatius	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	3вг	—	3вг	3вг	3вг
Fectuca rubra	3в	3в	3вг	3вг	3в	3в	3в	3в	3в	3в	3в	3в
Achillea millefolium	3вг	2в	2в	2в	2в	2в	2в	2в	2в	2в	2в	2в
Centaurea jacea	1г	—	1в	1в	1в	—	—	—	—	—	—	—
Rhinanthus minor	3г	1г	1г	2г	—	—	—	—	—	—	—	—
Alchimilla pastoralis	2в	1ю	—	1в	2в	—	1ю	—	1ю	1в	2в	2в
Geranium silvaticum	3ю	2ю	2вю	1ю	1ю	1ю	—	1ю	1ю	1ю	1ю	1г
Hypericum maculatum	2в	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vicia cracca	1г	—	2вг	2вг	2вг	2вг	—	—	2вг	1в	2в	—
Geum rivale	1в	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ranunculus auricomus	2ю	1ю	1ю	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taraxacum officinale	1ю	—	1ю	1в	1в	1в	—	1в	1в	—	—	—
Ranunculus acer	1ю	1ю	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Leontodon antumnalis	1ю	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa pratensis	—	2вг	—	3вг	3вг	3в	2вг	3в	3вг	3вг	2вг	—
Rumex acetosa	—	1ю	—	1ю	—	—	—	—	—	—	—	1г
Dactylis glomerata	—	—	2вг	—	1в	3в	3вг	—	—	2вг	1в	3вг
Anthriscus silvesiris	—	—	1ю	1ю	—	1ю	—	1в	—	1в	—	—
Phleum pratense	—	—	—	3вг	3вг	2вг	—	2вг	3вг	2вг	—	—
Ptarmica vulgaris	—	—	—	1в	—	—	—	—	—	—	—	—
Lysimachia vulgaris	—	—	—	—	—	1в	—	—	—	—	—	—
Vicia sepium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1г

Примечание. ю — ювенильные особи, в — взрослые вегетативные особи; г — генеративные особи.

сведены полученные данные. На основании этого материала можно говорить о встречаемости (в процентах) особей того или иного вида в определенной степени обилия. Например, из табл. 1 видно, что *Alopecurus pratensis* на всех площадках R представлен большим количеством побегов (градация 3), а *Rhinanthus minor* на 67% площадок совсем не встречен, на 17% площадок обнаружено по одному растению его, на 8% площадок — по 3—4 растения и, наконец, на 8% площадок более 7 растений погремка.

Такой учет обилия дает возможность более правильно оценить распределение отдельных особей различных видов в сообществе. Примером распределения групп видов по обилию (количеству побегов) на опытных участках могут служить данные, представленные на рис. 1. Как видно, во всех вариантах опыта преобладают виды, встреченные на площадках R в количестве 1—2 особей (побегов). Колебания обилия других групп обусловлены вариантами опыта. При сопоставлении получаемых таким образом данных по годам можно получить кривые, характеризующие обилие отдельных видов и групп видов в динамике.

Судить о значимости вида в сообществе только на основании его числового обилия и характера встречаемости недостаточно. К тому же растения одного вида в ювенильной фазе и взрослые мощно развитые особи другого часто получают одинаковые оценки по обилию и встречаемости. Но ясно, что ценозообразующая роль этих видов совершенно различна. Недостатком этих двух методов является полное отсутствие указаний на возрастной состав популяций видов, входящих в ценоз. А ведь именно на основании анализа популяционного состава видов в ценозе с учетом их массы можно

[1] Всего закладывалось по 50 площадок R на участок в 100 м^2. Количество площадок было установлено опытным путем с применением статистической обработки полученных данных (Макаревич, 1963).

ТАБЛИЦА 2

Определение встречаемости, обилия, возрастного состава популяций и массы видов на площадках Раункиера при характеристике состава сообщества
(удобренный участок луга с подсевом *Arrhenatherum elatius*, 1962)

Виды	Встречаемость видов (в %) (в обилии различной степени) на площадках R			Возрастной состав популяций на площадках R (в %)						Встречаемость (в %) видов на площадках R	Классы встречаемости по R	Обилие по Друде	Содержание видов по массе (в %) на площадках R
	1 (1—2 растения)	2 (3—6 растений)	3 (7 или больше растений)	всходы	ювенильные особи	ювенильные и взрослые вегетативные особи	взрослые: вегетативные особи	взрослые: вегетативные и генеративные особи	взрослые: генеративные особи				
Agrostis vulgaris	—	21	79	—	—	—	—	100	—	94	5	4	7
Alopecurus pratensis	—	—	100	—	—	—	—	100	—	96	5	5	19
Anthoxanthum odoratum	—	80	20	—	—	—	—	100	—	56	3	3	1
Arrhenatherum elatius	—	—	100	—	—	—	4	96	—	96	5	5	34
Dactylis glomerata	12	19	69	—	—	—	38	62	—	54	3	3	8
Festuca rubra	—	—	100	—	—	—	83	17	—	98	5	4	1
Phleum pratense	—	33	67	—	—	—	—	100	—	52	3	4	19
Poa pratensis	—	19	81	—	—	—	28	72	—	88	5	4	2
Lathyrus pratensis	100	—	—	—	—	—	50	—	50	6	1	1	<1
Trifolium repens	100	—	—	—	100	—	—	—	—	2	r	—	<1
Vicia cracca	33	67	—	—	—	—	33	59	8	56	3	3	2
V. sepium	75	25	—	—	—	—	25	25	50	10	1	1	<1
Luzula multiflora	100	—	—	—	—	—	—	—	100	4	1	Ун.	<1
Equisetum arvense	100	—	—	—	—	—	100	—	—	4	r	—	<1
Prunus padus	100	—	—	—	—	—	100	—	—	4	r	—	<1
Achillea millefolium	12	84	4	—	—	—	100	—	—	86	5	4	<1
Alchimilla pastoralis	38	62	—	—	25	—	50	75	—	74	4	3	<1
Angelica silvestris	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1
Anthriscus silvestris	89	11	—	—	67	5	28	—	—	66	4	3	<1
Centaurea jacea	100	—	—	—	—	—	67	—	33	24	2	2	<1
Galium mollugo	—	100	—	—	—	—	—	100	—	4	r	Ун.	<1
Galium uliginosum	100	—	—	—	—	—	—	—	100	2	r	—	<1
Geranium silvaticum	57	38	5	—	75	5	—	—	20	72	4	4	1
Geum rivale	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1
Hieracium umbellatum	100	—	—	—	100	—	—	—	—	4	r	Ун.	<1
Hypericum maculatum	—	100	—	—	—	—	100	—	—	4	r	1	<1
Leonthodon autumnalis	100	—	—	—	100	—	—	—	—	2	r	—	<1
Lysimachia vulgaris	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1
Mentha austriaca	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1
Pimpinella saxifraga	100	—	—	—	—	—	100	—	—	4	r	1	<1
Ptarmica vulgaris	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1
Ranunculus acer	100	—	—	—	100	—	—	—	—	8	1	1	<1
Ranunculus auricomus	67	22	11	—	78	—	—	—	22	60	3	3—4	<1
Rhinathus minor	72	14	14	—	—	—	—	—	100	18	1	2	<1
Rumex acetosa	100	—	—	—	50	—	17	—	33	28	2	3	<1
Sagina procumbens	100	—	—	—	—	—	—	—	100	2	r	—	<1
Taraxacum officinale	100	—	—	—	31	—	69	—	—	44	3	3	<1
Trollius europaeus	100	—	—	—	—	—	100	—	—	2	r	—	<1

правильно судить и об их положении и средообразующей роли в ценозе, с одной стороны, и о динамике сообщества и степени его устойчивости, с другой.

Изучением возрастного состава популяций различных видов в луговых сообществах геоботаники, кроме Т. А. Работнова (1946а, 1946б, 1946в, 1947, 1949, 1950а, 1950б, 1950в, 1954а, 1954б, 1956, 1958, 1960), у нас занимаются очень мало. В процессе нашей работы мы также пришли к необходимости изучения смен растительных сообществ на уровне популяций. Исходя из этого, при определении встречаемости видов по методу *R* нами отмечалось и их возрастное состояние. Например: всходы, ювенильные и взрослые — вегетативные и генеративные — особи растений (табл. 1). Такая регистрация видов дала возможность установить возрастной состав популяций для каждого вида на опытных участках (табл. 2) и определить процент генеративности каждого вида. Кроме того, устанавливаются классы встречаемости всех видов (в процентах от общего количества площадок) по возрастному составу популяций. Например, на 4 площадках *R*, где встречен *Centaurea jacea*, он цвел только на одной площадке (табл. 1). На остальных площадках василек оставался в вегетативном состоянии. Как зависит возрастной состав популяций всех видов ценоза от формы использования луга, видно из рис. 2.

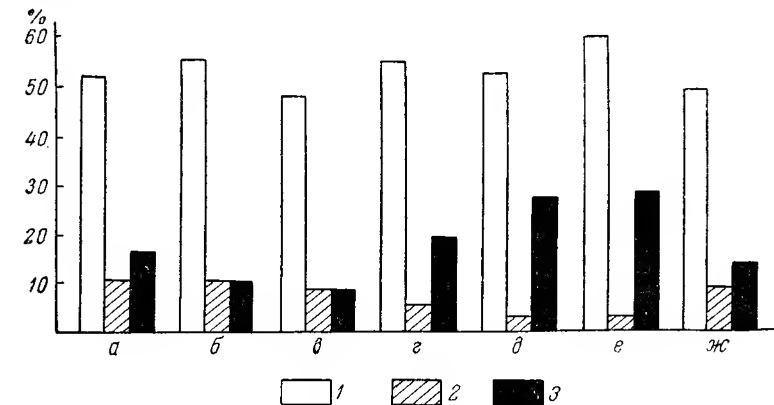


Рис. 1. Распределение групп видов по обилию (в % от общего количества видов) на опытных участках в зависимости от способа использования луга (1960 г.).

Участки: *а* — с обычным сроком сенокошения; *б* — с ранним сенокошением; *в* — с поздним сенокошением; *г* — без сенокошения; *д* — удобренный (NPK); *е* — удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*; *ж* — удалена *Alchimilla pastoralis*. Группы видов по количеству (в %) экземпляров (побегов) на площадке *R*: *1* — 1—2 побега; *2* — 3—6 побегов; *3* — 7 и больше побегов.

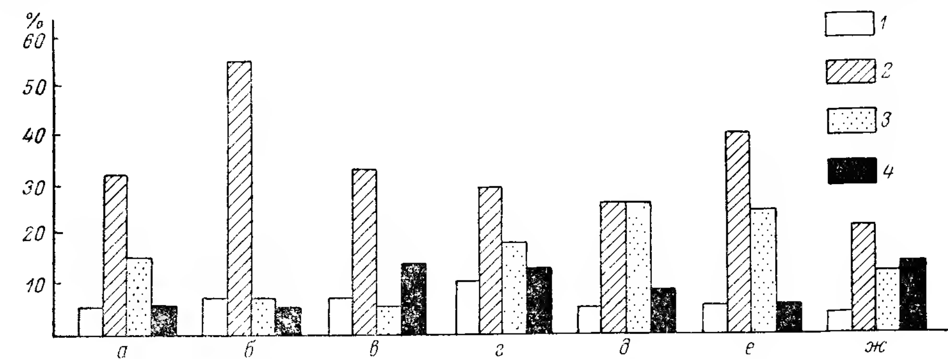


Рис. 2. Возрастной состав популяций на опытных участках в зависимости от способа использования луга (1960 г.).

Участки те же, что на рис. 1.
Особи: *1* — ювенильные, *2* — взрослые вегетативные; *3* — взрослые вегетативные и генеративные; *4* — генеративные.

При наличии ежегодных данных по возрастному составу популяций всех входящих в ценоз видов можно с достаточной достоверностью судить о взаимоотношениях между видами в ценозе и о динамике этих взаимоотношений во времени. Имея при этом еще данные о массе каждого вида, его эколого-биологических особенностях, о микроклиматических особенностях каждого участка и т. п., можно в какой-то мере судить и о причинах того или иного поведения каждого компонента ценоза и его положении среди других сообитателей.

Геоботаники почти всегда проводят весовой анализ видового состава сообщества путем разборки укосов с площадок размером в 1/4 м² по видам, а чаще только по агроботаническим группам. Обычно на 100 м берут по 4 площадки, на большее не хватает времени. Но четырех площадок для получения достаточно достоверных данных мало.

В процессе анализа видового состава, строения и продуктивности ценозов нами осуществлена попытка иначе характеризовать массу каждого вида в ценозе. Внутри каждой площадки *R* глазомерно отмечалось процентное содержание всех видов по массе (табл. 3). На основании этого можно получить данные по среднему содержанию каждого вида в ценозе по массе (табл. 2). Кроме того, можно установить, на каком количестве площадок в процентах от их общего количества особи какого-либо вида имеют ту или иную массу. Например, *Agrostis vulgaris* (табл. 3) на 8% (8.3%) площадок *R* не встречена, на 75% площадок ее масса не превышает 5%, а на 8% площадок ее масса доходит до 15% от всей массы травостоя. Эти данные иллюстрируют встречаемость полевицы в связи с ее массой на различных площадках. Первоначально эти данные мы контролировали путем разборки пробных укосов по видовому составу. Результаты получились сходные.

ТАБЛИЦА 3

Дифференцированное определение встречаемости видов в зависимости от их массы на площадках *R*
(удобренный участок луга с подсевом *Arrhenatherum elatius*, 1962)

Виды	Площадки											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Масса (в %)											
Agrostis vulgaris	2	15	10	3	2	<1	5	2	—	5	2	2
Anthoxanthum odoratum	2	—	2	—	1	—	—	—	1	3	—	3
Poa pratensis	3	1	2	2	4	1	3	5	5	—	5	2
Festuca rubra	2	5	2	2	2	1	1	1	1	2	1	2
Alopecurus pratensis	25	15	68	5	20	25	25	25	36	5	15	15
Phleum pratense	5	35	—	42	—	—	20	26	20	40	35	35
Arrhenatherum elatius	57	25	10	30	70	70	33	25	20	30	37	20
Vicia cracca	3	2	—	1	—	2	2	<1	5	2	2	3
Rumex acetosa	<1	<1	<1	—	—	—	—	<1	—	—	—	—
Geranium silvaticum	<1	<1	<1	<1	—	<1	<1	5	—	—	<1	—
Ranunculus auricomus	<1	<1	<1	<1	<1	—	—	—	<1	<1	<1	—
Achillea millefolium	<1	—	<1	<1	<1	—	<1	<1	—	3	—	<1
Alchimilla pastoralis	<1	<1	3	<1	<1	—	—	<1	—	<1	2	1
Equisetum arvense	<1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lathyrus pratensis	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anthriscus silvestris	—	<1	—	—	—	—	<1	<1	<1	<1	<1	—
Taraxacum officinale	—	—	<1	—	—	—	<1	—	<1	—	<1	—
Dactylis glomerata	—	—	2	10	—	—	10	10	—	9	—	15
Centaurea jacea	—	—	—	—	—	—	<1	—	1	<1	—	—
Rhinanthus minor	—	—	—	—	—	—	—	<1	—	<1	—	—
Angelica silvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—
Pimpinella saxifraga	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<1	—	1
Trifolium repens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<1	—	—
Vicia sepium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<1	—	—
Luzula multiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<1

Впоследствии мы отказались от разборки укосов по видам, так как четырех проб на участке, взятых с площадок по 1/4 м², было мало. Глазомерное определение содержания видов на 25—50 площадках *R* дало более достоверные результаты. При сопоставлении данных по массе за ряд лет можно судить и о динамике каждого вида в ценозе.

Описанная методическая разработка говорит о том, что определение встречаемости видов по методу *R* можно совместить с учетом обилия (частоты встречаемости по количеству побегов), массы и возрастного состава популяций всех компонентов исследуемого сообщества.

Литература

Б р а у н Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Б ы к о в Б. А. (1953). Геоботаника.— И л ь и н с к и й А. П. (1925). Некоторые методы оценки обилия и встречаемости. В кн.: В. В. Алехин, В. С. Доктуровский, А. Е. Жадовский, А. П. Ильинский, Методика геоботанических исследований. — И п а т о в В. С. (1962). Сравнение методов определения роли вида в структуре травянистого покрова дубового леса. Бот. журн., 3.— М а к а р е в и ч В. Н. (1963). Влияние на луговой травостой способов его использования. Тр. БИН'а, АН СССР. сер. III, 14.— Р а б о т н о в Т. А. (1946а). Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. журн., 5. — Р а б о т н о в Т. А. (1946б). Возрастной состав популяций некоторых пустынных растений. Усп. совр. биолог., XXII, 3 (6).— Р а б о т н о в Т. А. (1946в). Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 51, 2.— Р а б о т н о в Т. А. (1947). Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. Усп. совр. биолог., XXIV, 1 (4).— Р а б о т н о в Т. А. (1949). Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций. Гл. упр. по заповедн. Научно-методич. записки, 12.— Р а б о т н о в Т. А. (1950а). Новые данные о длительности жизни и возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав. Усп. совр. биолог., XXIX, 1.— Р а б о т н о в Т. А. (1950б). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН'а, АН СССР, сер. III, 6.— Р а б о т н о в Т. А. (1950в). Значение изучения фенофазного состава популяций для фитоценологии. Пробл. бот., 1.— Р а б о т н о в Т. А. (1954а). Работы в области изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений в естественных ценозах. Вопр. бот., 2.— Р а б о т н о в Т. А. (1956). О жизненном цикле борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.). Бюлл. МОИП, 61, отд. биолог., 2.— Р а б о т н о в Т. А. (1958). О жизненном цикле лютиков едкого и золотистого (*Ranunculus acer* L. и *R. auricomus* L.). Бюлл. МОИП, 63, отд. биолог., 6.— Р а б о т н о в Т. А. (1960). Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. Полев. геобот., 2.— Р а б о т н о в Т. А. (1962). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 2.— Р а б о т н о в Т. А. и Д. И. А л м а з о в а. (1954б). О причинах медленного развития молодых растений в луговых ценозах. ДАН СССР, 94, 2.— Р а м е н с к и й Л. Г. (1927). К методике учета растительности. Тр. совещ. по вопр. луговед., 1.— Р а м е н с к и й Л. Г. (1937). Учет и описание растительности.— Р а м е н с к и й Л. Г. (1938). Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель.— Р а м е н с к и й Л. Г. (1952). К методике изучения растительности и населяемой ею среды. Бот. журн., 2.— С ы р о к о м с к а я И. В. (1960). Изменение видового состава, структуры и урожая разнотравно-мелкозлаковых лугов Ленинградской области под влиянием погодных условий и мер поверхностного улучшения. Тр. БИН'а АН СССР, сер. III, геобот., 12.— С ы р о к о м с к а я И. В. и В. М. П о н я т о в с к а я (1960). Эколого-биологическая характеристика некоторых луговых ассоциаций. Тр. БИН'а АН СССР, сер. III, геобот., 12.— У р а н о в А. А. (1935). О методе Друде. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XLIV, 1—2.— Ш е н н и к о в А. П. (1938). Дарвинизм и фитоценология. Сов. бот., 3.— Ш е н н и к о в А. П. (1942). Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Журн. Общ. биолог., 5—6.— Ш е н н и к о в А. П. и Е. П. Б а р а т ы н с к а я. (1923—1924). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ. Журн. Русск. бот. общ., 8 (1923) 9 (1924).— Я р о ш е н к о П. Д. (1961). Геоботаника.— D y k s t e r h u i s E. J. (1946). The vegetation of the Fort Worth Prairie. Ecol. Monog., 16.— E l l e n b e r g H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. В сб.: (Einführung in die Phytologie von Heinrich Walter., IV). Grundlagen der Vegetationsgliederung, 1.— G o o d a l l D. W. (1952a). Quantitative aspects of plant distribution. Biol. rev. of the Cambridge Philosoph. Soc., 27, 2.— G o o d a l l D. W. (1952б). Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. Austral. Journ. sci. Res. B., 5.— H a n s o n H. C. (1934). A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in Western North Dakota. Journ. Agric. Res., 49.— J a c c a r d P. (1902). Gesetze der Pflanzenverteilung in der alpinen Region, auf Grund statischfloristischer Untersuchungen. Flora, XC.— R a u n k i a e r C. (1909). Formationsundersogelse og Formationstatistik. Bot. Tidskr., 30.— R a u n k i a e r C. (1918). Recherches statistiques sur les formations végétals.— V r i e s D. M. (1937a). Methodes used in scientific plant sociology and in agricultural botanical grassland research. Herbage Rev., 5.— V r i e s D. M. (1937б). Methods determining the botanical composition of hayfields and pastures. Rep. 4th., Intern. Grassl. Congress.— V r i e s D. M. (1938). The plant sociological combined specific frequency and order method. Chron. Bot., 4, 2.— V r i e s D. M., J. P. B a r b e t a, A. G. H a m m i n g. (1954). Constellation of frequent herbage plants based on their correlation of occurence. Vegetation, 5—6. — V r i e s D. M. a. Th. A. B o e r. (1959). Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application. Herbage Abstr., 29, 1.— V r i e s D. M. a. B. J. H o o g e r s. (1959). Distribution of tillers of plant species in old permanent grasslands with different types of use. Netherlands Journ. Agricult. Science, 7, 3.

Ботанический институт
им. В. В. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 V 1963).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 58 632.3

В. Л. Рыжков

ДЕФОРМАЦИЯ ЦВЕТКА ПРИ ВИРУСНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЯХ ПЕТУНИИ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

С 4 рисунками

Материалом для этой работы послужили измененные цветки растений *Petunia hybrida* с признаками мозаичного, точнее неидентифицированного заболевания, и растений того же вида, искусственно зараженных столбуром и близким к столбуру заболеванием типа желтухи астр. Этот материал для морфологического исследования был любезно предоставлен нам А. Е. Проценко, которым он описан с вирусологической точки зрения (Проценко, 1958).

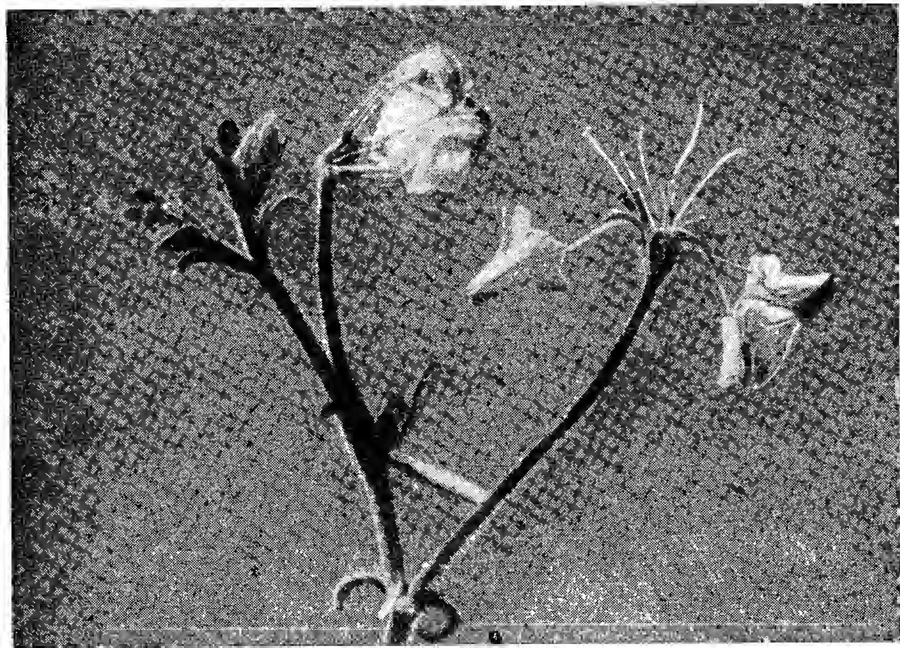


Рис. 1. Верхушка растения петунии с измененными цветками при мозаичном заболевании.

Изменение цветка у мозаичной петунии. Мы наблюдали спонтанно развившееся мозаичное заболевание у петунии в условиях оранжерейной культуры. Пораженные участки листьев были светло-желтыми или почти белыми, а сами листья сильно деформированными. Цветки больных растений распускались с трудом, и часто можно было видеть, что венчик у них хуже развит, чем у нормальных растений. Это выражалось прежде всего в наличии более узкой трубочки. Только на одном растении мы наблюдали более глубокие изменения цветков. Верхушка этого растения изображена на рис. 1. Особый интерес представляет цветок с правой стороны. Мы видим, что его венчик распался на три отдельных образования, каждое из которых имитирует целый цветок петунии. Эти образования состоят из трубочки, достигающей в длину 10 см, и отогнутой лепестковидной части. Трубочка у основания имеет в поперечнике всего 0.025 см, тогда как в поперечнике зева 0.2 см. Один такой лепесток изображен на рис. 2. Он имеет белую окраску, как это свойственно данному сорту петунии, а в трубочке венчика содержится антоциан, как и в нормальных венчиках у этого сорта. В центре цветка находится семь нормально развитых тычинок, а в их пыльниках — нормального вида пыльца. Цветок имеет два внешне нормально сформированных пестика. Каждый из них образован, очевидно, только одним плодолистиком. Пестики внутри не имеют ни плаценты, ни семяпочек. Чашечка у данного цветка нормальная, из пяти чашелистиков. Цветок петунии, подобный описанному нами, состоящий из трех венчиковидных лепестков и одного лепестка несросшегося в трубочку, изображен в работе Нордама (Noordam, 1952, рис. 25). В этой работе имеется указание, что изменение цветка вызвано штаммом вируса мозаичной болезни огурца, выделенным из хризантемы. Более подробное морфологическое описание цветка не приводится, однако из фотографии видно, что и в этом цветке в центре находятся тычинки и пестик.

В морфологическом отношении описываемый здесь цветок представляет совершенно исключительный интерес. Несмотря на то что срастание лепестков у этого цветка отсутствует, каждый из них в отдельности воспроизводит целый сростнолепестный венчик. Таким образом, «сростнолепестный» венчик может быть образован одним лепестком; следовательно, обычно свойственная сростнолепестному венчику функция не обязательно является результатом срастания нескольких лепестков; эта функция может осуществляться не только всеми элементами венчика, вместе взятыми, но и каждым из них в отдельности. Из сказанного следует, что те формообразующие влияния, которые в норме ведут к возникновению нормального венчика петунии, сохраняют свою силу и в отношении каждого отдельного лепестка, на которые венчик распался под влиянием болезнетворного агента. В другом цветке петунии, венчик которого распался на пять отдельных лепестков, мы наблюдали весь морфологический ряд от лепестка с едва закрученным краем к лепестку, образующему в нижней своей части трубочку, а в верхней имитирующему зигоморфный венчик с хорошо развитой нижней губой и более слабо развитой верхней губой (рис. 3). Само собой разумеется, что в таком лепестке, имитирующем венчик, нет ни тычинок ни пестика, так как они находятся вне его. Приведенные данные освещают некоторые новые стороны образования сростнолепестного венчика. Они показывают, что срастание нескольких лепестков не является необходимым условием образования форм, внешне соответствующих такому венчику.

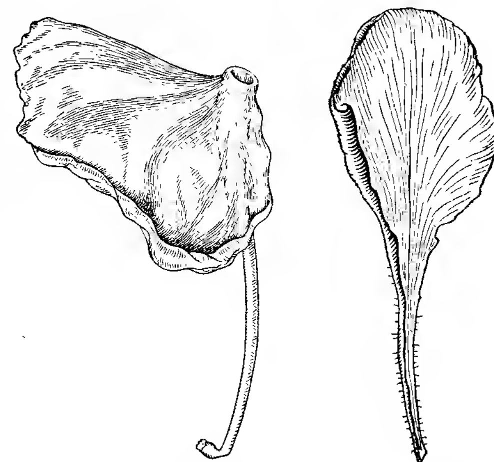


Рис. 2. Венчиковидный лепесток цветка мозаичной петунии. (Увеличено).

Рис. 3. Лепесток цветка мозаичной петунии на одной из стадий срастания в однолепестное венчиковидное образование. (Увеличено).

Обращаясь вновь к рис. 1, мы находим там еще ряд цветков. Один из них, более крупный, имеет три редуцированных чашелистика, а венчик его распался на две части. В этом цветке мы также находим семь тычинок, частью нормальных, частью более или менее деформированных. Пестик имеет нормальный вид.

В других цветках того же растения мы также обнаружили уменьшение количества чашелистиков, их 2—3. В каждом цветке по семь тычинок, более или менее приросших к элементам венчика или свободных; они выглядят нормально или деформированы. Во всех случаях пыльники содержат нормальную пыльцу. Что касается пестиков, то часть их стерильна, а остальные имеют семяпочки нормального вида.

Особого внимания заслуживает наличие в каждом цветке семи тычинок, тогда как обычно в цветке петунии их только пять. В нормальных цветках петунии имеется по два нектарника, в цветках, которые мы здесь описываем, нектарники отсутствуют. Очевидно, две дополнительных тычинки образуются в результате превращения нектарников в тычинки.

Столбуроподобные изменения цветка. Ранее нами были проведены сравнительные исследования изменений цветка, вызванных столбуром, у растений различных видов сем. пасленовых (*Atropa belladonna*, *Datura stramonium*, *Nicotina tabacum*, *Physalis orietitale*, *Solanum lycopersicum*, *S. melongena* (Рыжков, 1936, 1941). В этом списке отсутствует *Petunia hybrida*. Поэтому представляло особый интерес выяснить, как растения этого вида реагируют на вирус столбура и близкий к нему вирус желтухи астр. Из работы Проценко (1958) мы знаем, что вирус столбура вызывает у петунии менее сильное заболевание, чем вирус желтухи астр.

Мы исследовали целый ряд цветков петунии, пораженных столбуром. Как известно, у помидора и ряда других видов растений столбур постоянно вызывает сильное разрастание чашечки. При столбуре у петунии чашечка страдает мало и сравнительно редко бывает сильно увеличена. Что же касается венчика, то при этом он более или менее подавлен в развитии, приобретает зеленую окраску, но остается сростнолепе-

стным. Тычинки у петунии реагируют на вирус столбура так же, как и тычинки других видов растений. Они нормально сформированы, но плохо развиты и часто быстро засыхают. Пыльца в них развивается ненормально. Завязь у цветков петунии реагирует на вирус столбура так же, как и у растений других видов. Она нередко распадается на два плодолистика, причем ось цветка может пролиферировать, давая побег. В одном цветке петунии мы наблюдали образование гинофора, на котором находились свободные плодолистики, а в центре был конус нарастания. Четыре тычинки сидели вокруг гинофора на цветоложе, тогда как пятая — на нем самом, т.е. значительно выше. В цветках столбурной петунии вместо пяти тычинок иногда наблюдаются только четыре. В одном из таких цветков с четырьмя тычинками одна была раздвоена сверху. Особое поведение одной из пяти тычинок в цветке петунии, выражающееся то в исчезновении ее, то в ее перемещении на гинофор, позволяет думать, что не все тычинки петунии равноценны; и вирус столбура, по-видимому, является фактором, способствующим проявлению каких-то исторически сложившихся различий между разными тычинками петунии. Напомним, что у близкого к пасленовым семейства норичниковых число 4 характерно для андроцея. Зигоморфность цветка намечается уже у пасленовых

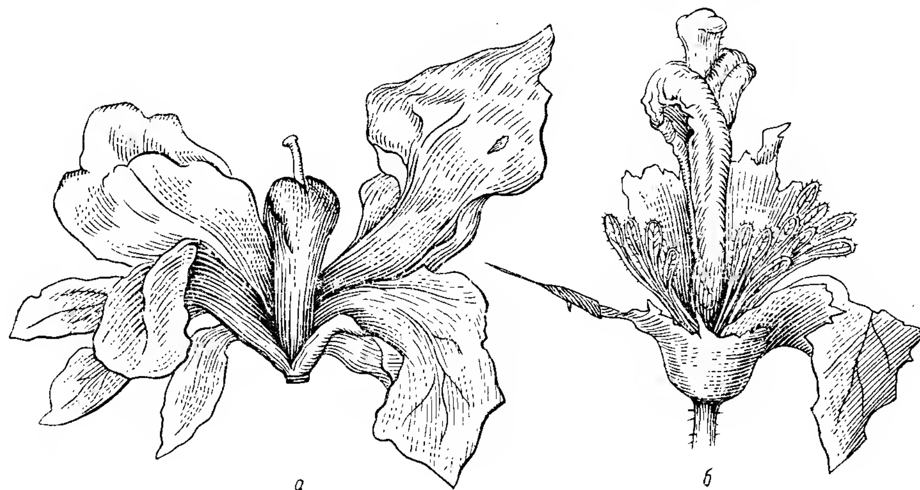


Рис. 4. Цветок больной петунии, пораженный желтухой астр. (Увеличено).

а — цветок с мешковидной завязью, *б* — цветок после удаления большей части околоцветника и стенок завязи. Хорошо видны два пучка листовидных семяпочек.

и ясно выражен у норичниковых; под влиянием болезнетворных агентов зигоморфность может становиться более выраженной и у пасленовых. Мы видели это на примере сросшихся лепестков или распавшихся венчиков мозаичной петунии — в обоих случаях возникала зигоморфия.

Особенно интересными нам кажутся находки цветков петунии, пораженной желтухой астр. Все элементы их резко подавлены в развитии. Чашечка страдает при этом в наименьшей степени, иногда она даже несколько больше нормальной. Тычинки сильно редуцированы и стерильны. Завязь по большей части также подавлена в развитии, причем форма ее изменяется; она становится более или менее мешковидной (рис. 4). Большой интерес представляет относительная устойчивость завязи петунии к антолизирующему действию вируса желтухи астр. Даже завязи, совсем утратившие плаценту и семячки, часто сохраняют перегородку, которая разделяет в этом случае завязь на две пустые камеры. При просмотре большого количества таких мешковидных завязей с перегородками мы встретили несколько завязей, которые имели семяпочки, превратившиеся в листочки. Где же помещались эти семяпочки? В нормальной завязи пасленовых перегородка образует единое целое с плацентой, поэтому даже трудно себе представить, что плацента и перегородка оказались автономными в своем развитии. Однако именно этот случай мы находим в рассматриваемых нами цветках петунии. В мешковидной завязи петунии на перегородке нет ни следа плаценты, а семяпочки, превратившиеся в листочки, отходят в виде двух пучков по обе стороны перегородки от основания плодолистиков (рис. 5). Для того чтобы оценить значение этой находки, необходимо напомнить наши прежние данные, особенно подробно изложенные в статье о столбурном цветке белладонны (Рыжков, 1936, 1954). Нам удалось показать, что тератологические изменения пестика весьма характерно зависят от положения завязи в нормальном цветке. В то время как завязь цветков у растений одних семейств (например, крестоцветных или бобовых) распадается на листочки, несущие по краю семяпочки, завязь растений других семейств (например, пасленовых или норичниковых) при антолизе дает листочки, по краям которых никогда не сидят семяпочки. Именно у этих цветков плацента производит впечатление органа осевого происхождения. Нам удалось также показать, что в действительности у представителей

этих семейств плацента также не является осевым органом, однако она возникает не у края плодолистика, а путем ветвления плодолистика и у его основания.

Подобные отношения мы наблюдали также у *Cynoglossum officinale*, т. е. у представителя семейства бурачниковых. У этого растения, как известно, завязь разделена на четыре камеры, двумя перегородками — одной истинной и другой ложной. В каждой камере находится по одной семяпочке. При антолизе столбурного типа у этого растения сначала исчезает ложная перегородка и тогда в каждой камере остаются по две листовидные семяпочки, отходящие от основания плодолистика. В дальнейшем исчезает также истинная перегородка, и завязь становится однокамерной с четырьмя листовидными семяпочками. Так как семяпочки отходят от основания плодолистиков, то напрашивается толкование их как органов осевого происхождения, возникающих в пазухе листа — плодолистика. Именно такое объяснение довольно широко распространено в литературе. Но мы не приняли его, так как при столбурном антолизе цветков белладонны встречаются плодолистики с хорошо развитыми черешками, а семяпочки сидят на месте перехода черешка в пластинку, т. е. у основания пластинки листа. Если черешок не развит, семяпочки отходят от основания плодолистика, что мы и наблюдаем в описываемых здесь случаях. То, что они образуют целый пучок листочков, отходящих от одного места, делает их вовсе не похожими на осевые органы.

Бос (Bos, 1957) опубликовал интересную монографию о позеленениях цветка столбурного типа. В своих собственных исследованиях он не ограничился чисто фитопатологическими данными, но отводит место также вопросам морфологии цветка. Как это ясно из наших цитированных выше работ, этот голландский исследователь столкнулся с двумя типами превращения плаценты при столбуре. При позеленении цветка у бобовых семяпочки развивались по краю превращенных в листочки плодолистиков, а при позеленении цветка у настурции (*Tropeolum majus*), которая имеет висячую семяпочку, последняя развивалась на длинной ножке, отходившей от основания плодолистика. Автор толкует это наблюдение, как нам кажется, неправильно. Он считает, что семяпочка в данном случае ведет себя как орган осевого происхождения, возникающий в пазухе плодолистика.

Так или иначе, но факт капитального значения, что существуют два типа превращения плаценты, получает полное подтверждение и в работах Боса. К сожалению, этому факту до настоящего времени не придается того значения, которое, как нам кажется, он имеет. М. И. Савченко (1957) в своем интересном обзоре работ о природе плодолистика покрытосемянных рассматривает наши данные о происхождении центральной плаценты только как доказательство того, что эта плацента — дериват плодолистика, а не оси цветка. Все авторы, которые принимают этот последний тезис, разделяемый и нами, обычно выводят все типы плаценты из плаценты, расположенной вблизи края плодолистика. Для того чтобы сделать понятным такой процесс превращений плаценты, обычно приводятся гипотетические схемы, которые мы находим в трудах таких замечательных морфологов, как Тролл (Troll, 1957) и Имс (Eames, 1961). Тем не менее эти схемы остаются чисто бумажной морфологией. Нельзя не считаться с данными тератологии, когда они закономерно повторяются на огромном материале и постоянно наблюдаются многочисленными исследователями. Исторически плодолистик возник в результате превращения макроспоролистиков папоротникообразных. Именно среди папоротникообразных мы встречаем многочисленные и разнообразные случаи специализации отдельных частей споролистиков, а также большое разнообразие в расположении спорангиев. Судя по существованию двух типов расположения плаценты — вблизи края плодолистика и у основания «листовой» его части (соответствующей пластинке листа),— надо полагать, что различные семейства покрытосемянных имели папоротникообразных предков с разным типом обособления спороносной части макроспоролистиков.

Различные типы антолиза. Сопоставляя изменения цветка при одном мозаичном заболевании дурмана с изменениями цветка у того же вида при столбуре, мы установили два типа превращений цветка. Один из них мы обозначили как столбурный тип, а другой — как тип пестиллоидии. Напомним о различиях между ними.

	Столбурный тип	Тип пестиллоидии
Чашечка	Увеличена в размерах.	Мало изменена.
Венчик	Редуцирован, мало изменен.	Сильно изменен.
Тычинки	Мало изменены.	Превращаются в пестики.
Пестик	Распадается на листочки.	Мало изменен.

Сходные типы позднее были выделены Андре (André, 1939), причем столбурный тип он обозначает как центрифугальный, а пестиллоидный как центрипетальный. Изменения цветка у петунии под влиянием мозаичного заболевания во всех отношениях сходны с пестиллоидным типом, за исключением одного признака: мы не только не наблюдаем у петунии превращений тычинок в пестики, но, напротив, число тычинок увеличивается за счет превращения нектарников в тычинки. В одном случае мозаичного заболевания у *Primula sinensis*, при котором на листьях наблюдались хлорозные

пятна, и происходила их деформация, цветки вовлекались в последний процесс. Чашечка и венчик распадались на отдельные листочки и подвергались весьма значительным изменениям. Что же касается тычинок, то имело место увеличение их числа, нередко встречалось семь тычинок. В ряде случаев можно было видеть тычинки, отделившиеся от околоцветника, с сильно утолщенными тычинковыми нитями. Такие тычинки в верхней части расщеплялись, образуя два пыльника с четырьмя пыльцевыми гнездами. В некоторых случаях тычинки несли даже по четыре пыльника. Пестик чаще всего выглядел более или менее нормально, однако внутри него семяпочки или превращались в нити, заканчивавшиеся булавовидными образованиями, или же превращались в уродливые тычинки. В одном случае мы наблюдали также образование на уродливых лепестках пыльников. Вместо тенденции к превращению отдельных элементов цветка в лепестки наблюдалась тенденция к превращению их в тычинки. В остальном, однако, тип цветка соответствовал пестиллоидному. Для того чтобы объединить эти два сходных типа превращений цветка, можно принять номенклатуру Андре, обозначая столбурный тип как центрифугальный и различать в нем два подтипа; пестиллоидный и андроцейный.

Независимо от возможных в дальнейшем изменений номенклатуры при более детальной классификации уродств цветка необходимо подчеркнуть высокую степень избирательности, специфичности в действии различных причин на процесс формирования цветка. Несомненно, что широкие возможности, открываемые для экспериментальной морфологии изучением цветка при вирусных заболеваниях, все еще остаются недостаточно использованными.

Само собой разумеется, что для суждения о происхождении того или другого органа растения недостаточно одного только тератологического метода. Большое значение имеют также другие методы, например гистогенетический, сравнительно-морфологический и палеонтологический. К сожалению, сопоставление всех этих методов на страницах одной и той же работы встречается нечасто. Воздерживаясь от подобных обширных сопоставлений, мы хотим отметить совпадение моих выводов с результатами недавно опубликованных гистогенетических исследований Панкова (Pankow, 1962). Этот автор пришел к выводу, что существуют два разных типа гистогенеза плаценты. Один из этих типов связан с маргинальным положением плаценты, а другой — с осевым. На основе своих исследований Панков считает, что плацента второго типа имеет истинное осевое происхождение. Не будем здесь критиковать его работу, заметим только, что истолкование гистологических картин связано с различными трудностями. В цветке точка роста подавлена, поэтому ее место в той или другой степени может занять другая меристематическая ткань. Несколько субъективный характер гистогенетических исследований вытекает и из того, что формирование мезофилла трактуется различно, по представлению одних авторов из одного числа слоев конуса нарастания, по другим авторам — из другого.

Там, где ткани листа отличаются различной окраской, как например при пестролистности, удается показать, что мезофилл и листа и плодолистиков у двудольных происходит не менее чем от трех слоев конуса нарастания, тогда как по Панкову (Pankow, 1962 : 92) в образовании плодолистиков большей частью участвуют только два слоя конуса нарастания.

Самым существенным в капитальном исследовании Панкова мне кажется то, что он гистогенетическим методом устанавливает наличие двух принципиально различных типов плацентации у покрытосемянных. Приняв это положение, нельзя не сделать соответствующих выводов о происхождении покрытосемянных. Если плодолистики у разных представителей покрытосемянных происходят от макроспоролистиков, с различным положением макроспорангиев, то покрытосемянные не могли иметь монофилитического происхождения, которое в настоящее время молчаливо признается почти всеми филогенетиками. В этой связи нельзя не вспомнить попытку Н. И. Кузнецова (1914) выводить покрытосемянные от двух разных корней: протоантофитов от голосемянных и эвантофитов от беннеттитовых. Все протоантофиты, по Кузнецову, имеют осевую плаценту. Мы не рекомендуем возвращаться к системе Кузнецова, но думаем, что в построении филогенетической системы покрытосемянных в настоящее время недооценивается принципиальная разница между осевыми и маргинальными положениями плаценты и что система покрытосемянных должна быть пересмотрена в свете этих данных.

Выводы

1. Отдельные лепестки, образовавшиеся после расчленения сростнолепестного венчика петунии, обладают способностью срастаться по краям, имитируя сростнолепестный венчик, состоящий только из одного лепестка.

2. При столбурном типе позеленения цветка у *Petunia hybrida* в завязи долго сохраняется перегородка. При этом в каждой камере завязи имеются пучки листовидных семяпочек, отходящих от основания плодолистиков. При позеленении цветка *Cynoglossum officinale* сначала исчезает ложная перегородка, а позднее и истинная перегородка. Листовидные семяпочки и здесь отходят от основания плодолистика.

3. Наряду с типом пестиллоидии, который был нами описан ранее, можно различать сходный с ним тип позеленений цветка; во втором случае наблюдаются превращения отдельных органов цветка не в пестики, а в тычинки.

4. Подтверждаются полученные ранее данные о том, что у представителей одних семейств плацента развивается вблизи края плодолистиков, а у представителей других семейств она возникает у их основания.

5. Различные вирусы оказывают весьма избирательное специфическое влияние на отдельные органы цветка.

Литература

Кузнецов Н. И. (1914). Введение в систематику цветковых растений. — Проценко А. Е. (1958). О взаимоотношении вирусов столбура томатов и желтухи астр. Вопр. вирусолог., 5. — Рыжков В. Л. (1936). О происхождении центральной плаценты у пасленовых и о роли плодолистиков в развитии оси цветка. Уч. зап. Харьковск. гос. унив., 2/3. — Рыжков В. Л. (1937а). О закономерностях тератологических явлений. Уч. зап. Харьковск. гос. унив., 8/9. — Рыжков В. Л. (1937б). О специфическом влиянии разных причин на позеленение цветка. Уч. зап. Харьковск. гос. унив., 8/9. — Рыжков В. Л. (1941). Позеленение цветка с точки зрения механики развития. Бот. журн. СССР, 2—3. — Рыжков В. Л. (1954). О происхождении центральной плаценты в свете тератологических данных. Бот. журн., 5. — Савченко М. И. (1957). О природе плодолистика покрытосемянных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, Морфология и анатомия растений, 4. — André (1939). Neue untersuchungen über Blütenverlaubungen von *Symphoricarpus racemosus* Mix. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 57, 7. — Bos L. (1957). Heksenbezenverschijnselen een pathalogischmorphologisch onderzoek. Med. Landbowhogeschool te Wageningen,57 : 1—79. — Eames A. (1961). Morphology of the Angiosperms. — Noordam D. (1952). Virusziekten bij chrysantem in Nederland. Tijdschrift over plantenziekten, 58, 5.— Pankow H. (1962). Histogenetische Studien an dem Blüten einiger Phanerogamen. — Troll W. (1957). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 2 Teil.

Москва. (Получено 25 III 1963).

УДК 674.03 : 582 .475 : 582 8

А. А. Константная

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДРЕВЕСИНЫ ЕЛИ И ЛИСТВЕННИЦЫ, ЗАРАЖЕННОЙ ДЕРЕВООКРАШИВАЮЩИМИ ГРИБАМИ

С 3 рисунками

В настоящее время повысился интерес к деревоокрашивающим грибам. Этому особенно способствовали исследования так называемой плесневой или мягкой гнили (Findlay a. Savori, 1954; Крапивина, 1960, 1961, и др.) и использование этих грибов для улучшения некоторых физических свойств древесины, в частности, для повышения ее пропитываемости антисептиками.

Как известно, глубокое антисептирование позволяет увеличить сроки службы древесины на 10—20 лет, что дает в СССР ежегодную экономию древесины в 6.5 млн м^3 (Калниньш, 1954). Но не всякая древесина поддается глубокой пропитке. Так, древесина хвойных, особенно ели и пихты пропитывается очень плохо, а ядро лиственницы и спелая древесина ели совсем не пропитываются. Это связано с процессами ядрообразования, в результате которых в древесине откладываются ядровые вещества, а также смолы, воск и т. п. Благодаря этому стенки трахеид становятся менее проницаемыми для жидкостей. Происходят изменения и в окаймленных порах. Мембрана отклоняется в ту или другую сторону, торус закрывает отверстие и функционирование поры прекращается (Phillips, 1933; Джапаридзе, 1941; Göhre, 1958). По этой же причине в трахеиды ядра и спелой древесины не могут попасть и пропиточные составы.

Недавно кафедрой древесиноведения и фитопатологии Лесотехнической академии предложен новый способ улучшения пропитки ели путем предварительного заражения древесины деревоокрашивающими грибами (Вакин, 1961; Вакин и др., 1963). Основой этого способа является способность гиф деревоокрашивающих грибов пробуравливать мембраны окаймленных пор, разрушать лучевую паренхиму и тем самым создавать возможность продвижения антисептика в поперечном направлении. Прочность древесины при этом почти не изменяется (Миллер, Мейер и Черноцов, 1951).

Характер действия деревоокрашивающих грибов на элементы древесины зависит от продолжительности поражения ее грибными гифами. Можно наметить две стадии процесса воздействия грибов на древесину. На первой стадии гифы усваивают легко доступные питательные вещества — крахмал, сахар, составные части протоплазмы паренхимных клеток. Использовав эти вещества, гифы грибов начинают внедряться во вторичный слой клеточных стенок трахеид и разрушают его. Это происходит уже во второй стадии поражения древесины (Горшин, 1953; Туманян, 1956; Крапивина, 1960, 1961, и др.).

Новый способ улучшения пропитки древесины ели с помощью деревоокрашивающих грибов (Вакин, 1961) предусматривает воздействие их на древесину в течение трех-четырех месяцев. За такой срок грибы не успевают потребить всех легко доступных питательных веществ древесины и вторая стадия поражения ее не наступает.

Наши микроскопические исследования зараженной древесины преследовали две цели: определение состояния сердцевинных лучей и стенок трахеид подкамбиального слоя и выявление путей, по которым распространяются гифы грибов в спелой древесине.

Обычно, деревоокрашивающие грибы растут только в заболони. Для того чтобы обеспечить поселение грибов и на спелой древесине, мы применяли сахарные и крахмальные подкормки.

Материалом для исследований служила свежесрубленная древесина. В первом опыте, а именно при исследовании подкамбиального слоя, использовались бруски размером 5×10×50 см, включающие заболонь и спелую древесину. Окорка производилась непосредственно перед заражением. Во втором опыте, при выявлении путей, по которым распространяются гифы в спелой древесине, применялись рейки размером 2×2×30 см. Рейки подвергались стерилизации в автоклаве при давлении в 1.5 атм в течение одного часа.

Заражение древесины в обоих случаях производилось спорами грибов в количестве около 1 млн на см² ее поверхности. Споры помещались в воду, размешивались в ней и путем опрыскивания наносились на поверхность древесины.

После заражения образцы древесины помещались в стерильные полиэтиленовые мешки, где и хранились до конца опыта при комнатной температуре. Образец древесины с подкамбиальным слоем выдерживался три недели, а рейки — три месяца.

Прозрачность полиэтиленовой пленки давала возможность периодически наблюдать за ростом грибницы. По истечении положенного срока древесина вынималась из мешков и подготавливалась для микроскопических исследований.

Подкамбиальный слой исследовался в отраженном свете. Из зараженного образца древесины выкалывался небольшой кусочек и с него счищалась часть грибницы, чтобы обнажить поверхность древесины.

Из средней части реек выпиливались кубики размером 2×2×2 см, затем на микротоме с радиальной поверхности кубиков приготовляли срезы толщиной 10 μ. Применялась окраска срезов 5%-м раствором азотнокислого серебра в течение трех суток. При этом древесина не окрашивалась, а гифы приобретали темно-бурый цвет,что облегчало их изучение.

Для опыта были взяты грибы из различных классов, а именно: *Basidiomycetes* — *Corticium laeve*, *Ascomycetes* — *Ophiostoma piceae*, *Fungi imperfekti* — *Alternaria humicola*, *Discula pinicola*, *Leptographium lundbergii* и *Pullularia pullulans*.

Исследование подкамбиального слоя

На поверхности подкамбиального слоя видны выходы сердцевинных лучей. Древесина, использовавшаяся в опыте, была зимней заготовки; поэтому последний годичный слой был полностью сформирован, т. е. заканчивался трахеидами с утолщенными стенками, которые и были видны в микроскоп в отраженном свете. Грибные гифы густо оплетали поверхность древесины. В тех местах, где мицелий был частично снят с поверхности, можно было наблюдать за отдельными гифами, которые, пройдя некоторое расстояние по поверхности древесины, достигали ближайшего сердцевинного луча и углублялись по нему в древесину. Каких бы то ни было отверстий в стенках трахеид подкамбиального слоя, которые бы могли свидетельствовать об иных путях внедрения гиф в древесину, обнаружено не было.

Исследование стенок трахеид

На радиальном срезе древесины отчетливо видны окаймленные поры, ранние и поздние трахеиды, сердцевинные лучи и проходящие по всем этим элементам окрашенные гифы грибов.

При наблюдении в микроскоп за расположением гиф различных грибов в элементах древесины было обнаружено некоторое различие в характере роста гиф. Наиболее характерные картины, отражающие особенности развития каждого вида гриба в древесине, были сфотографированы через микроскоп МБИ-6 с линейным увеличением в 560 раз.

Все исследованные грибы, за исключением *Corticium laeve*, распространялись из одной трахеиды в другую через окаймленные поры. Особенно часто встречались пробуравленные поры у древесины, зараженной грибом *Alternaria humicola* (рис. 1). Этот гриб был обнаружен также в сердцевинных лучах, где он распространялся по паренхимным клеткам. Гифы в сердцевинных лучах ветвились и через пицеоидные поры переходили в трахеиды.

Подобным же образом вели себя и гифы гриба *Pullularia pullulans*. Они были видны не только в ранних, но и в поздних трахеидах.

Гифы гриба *Leptographium lundbergii*, проходя по весенним трахеидам, очень сильно извивались и были похожи на синусоиду. Такая извилистость гиф является характерной для этого гриба (Мейер, 1953).

Гифы *Discula pinicola* в древесине встречались довольно редко и прободали только окаймленные поры.

Очень интересно и разнообразно поведение гиф *Ophiostoma piceae*. Их можно было наблюдать в ранних и в поздних трахеидах. Часто они шли близко друг от друга и между ними возникали анастомозы. Гифы этого гриба можно было встретить и в сердцевинных лучах. В окаймленных порах гифы его часто образовывали целые клубки (рис. 2) и разветвлялись. В некоторых местах можно было наблюдать, как гифы вторгались во вторичный слой клеточной стенки ранних трахеид, но пробить ее и выйти в соседнюю трахеиду не могли; такие гифы возвращались обратно (рис. 3).

Гифы гриба *Corticium laeve* вели себя совсем по-иному. Пробуравленных ими окаймленных пор было немного, зато гифы переходили из одной трахеиды в другую, прободая непосредственно стенки трахеид. Гифы встречались также в сердцевинных лучах, паренхимные клетки которых были сильно разрушены.

Такое отличие *Corticium* от других изученных деревоокрашивающих грибов можно объяснить его принадлежностью к классу базидиомицетов. Выделяемый этим грибом пигмент, окрашивающий древесину в розовый цвет, вероятно, способен растворять клеточные стенки аналогично действию энзимов у дереворазрушающих грибов.

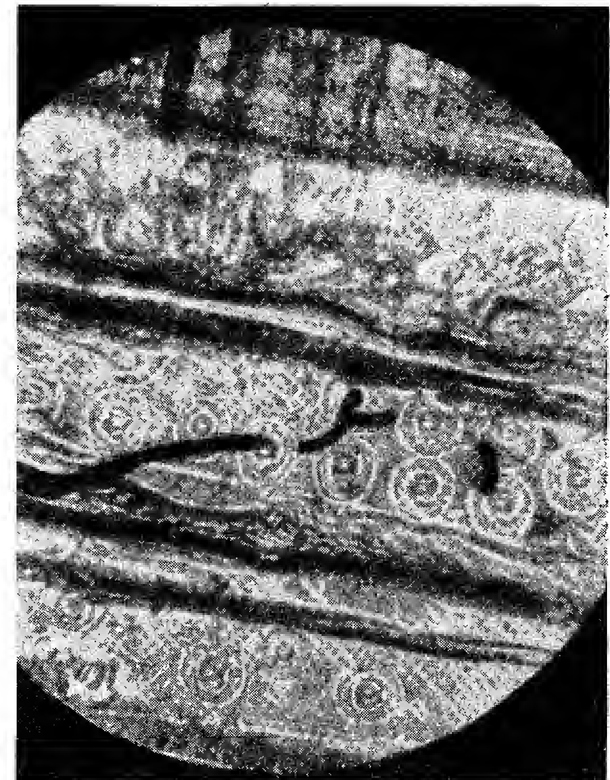


Рис. 1. Прохождение гифы гриба *Alternaria humicola* через окаймленную пору трахеиды ядра лиственницы. (Увел. 560).

Сопоставляя картину подкамбиального слоя зараженной заболони со срезами спелой древесины, зараженной различными грибами, можно представить себе весь путь продвижения гиф от прорастания споры на поверхности древесины до глубокого внедрения гриба в древесину.

При благоприятных условиях попавшие на поверхность древесины споры прорастают. Появившаяся гифа начинает быстро расти и распространяться по поверхности древесины. Дойдя до ближайшего сердцевинного луча, гифа углубляется в него и продвигается некоторое время по его паренхимным клеткам. В это время гифы используют запасные питательные вещества, отложенные в сердцевинных лучах. Распространяясь дальше, гифы ветвятся и отростки их через пицеоидные поры проходят в трахеиды весенней и летней части годичного кольца. По трахеидам гифы растут вверх и вниз, через окаймленные поры они проникают в соседние трахеиды. Мембрану окаймленных пор гифы пробивают, не оставляя следов действия энзимов (Liese u. Hartmann-Fanenbrock, 1953), только благодаря развиваемому ими высокому давлению — до 89.4 кг/см² (Яценко-Хмелевский, 1954). *Corticium*, который выделяет пигмент, и дереворазрушающие грибы, выделяющие энзимы, способны растворять клеточные стенки трахеид. Причем гифы таких грибов растут в древесине быстрее, чем у деревоокрашивающих грибов, которые пробуравливают окаймленные поры (Яценко-Хмелевский, 1939).

Чем больше пробуравленных окаймленных пор, тем лучше пропитка древесины. Это показала контрольная пропитка зараженных брусков. Лучшая пропитка была у брусков, зараженных грибом *Alternaria humicola*, который пробуравливал больше окаймленных пор, чем другие грибы.

Внедрение гиф на некоторую глубину во вторичный слой клеточной стенки, как это имело место у гриба *Ophiostoma piceae*, не способствовало увеличению пропитки древесины по сравнению с образцами ее, зараженными другими грибами, так как пропиточные средства проникают только через пробитые окаймленные поры.

Очень интересные результаты дало заражение грибом *Leptographium lundbergii* при пропитке лиственничных и еловых брусков. У древесины лиственницы он значительно больше улучшал пропитываемость, чем у ели. Объяснить это удалось только с помощью микроскопических исследований. У лиственницы окаймленные поры очень

часто располагаются на стенках трахеиды в два ряда, а у ели — в один ряд. Извивающиеся гифы *Leptographium* в древесине лиственницы проходят по окаймленным порам то первого, то второго ряда. У ели, наоборот, гифы, извиваясь, в основном про-

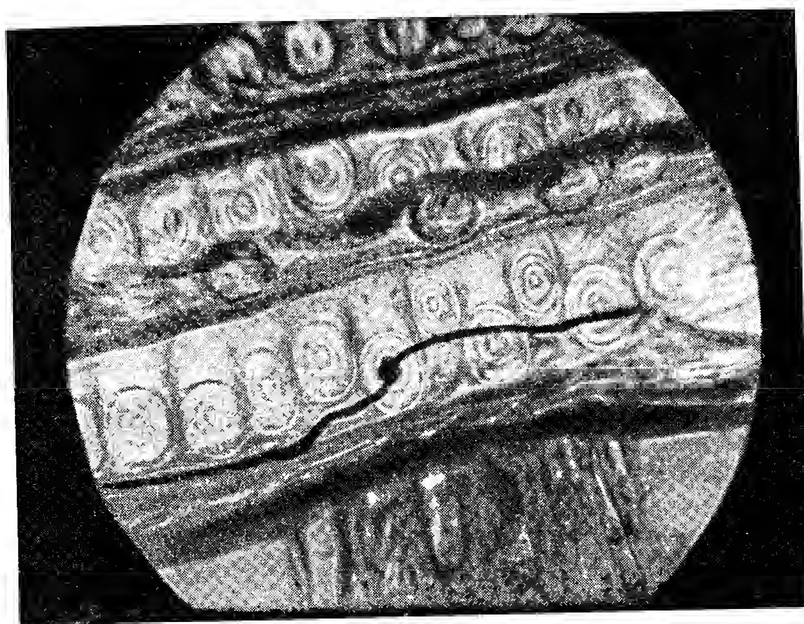


Рис. 2. Образование клубка гифой гриба *Ophiostoma piceae* в окаймленной поре трахеиды ядра лиственницы. (Увел. 560).

ходят возле стенок трахеид и только в местах их изгиба проходят через поры. Поэтому количество пробуравленных пор у ели значительно меньше, чем у лиственницы.

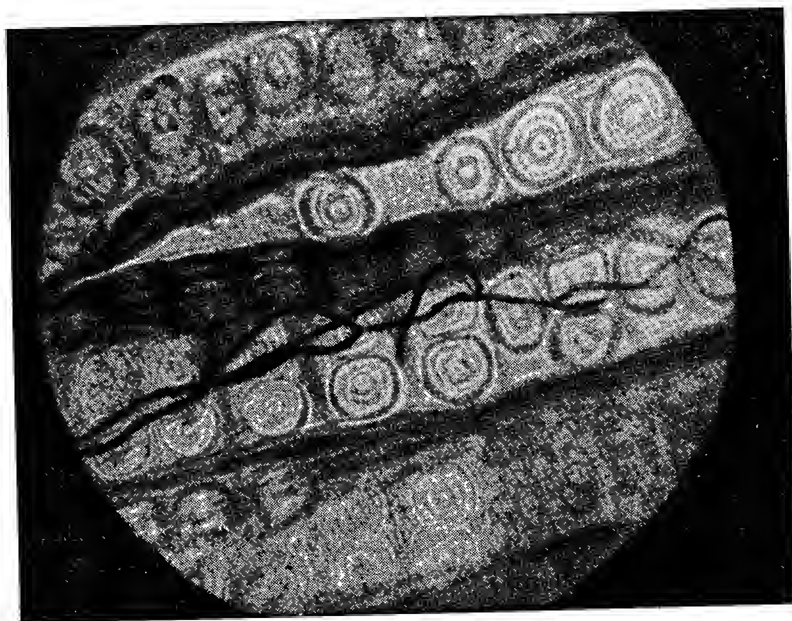


Рис. 3. Внедрение гифы *Ophiostoma piceae* во вторичный слой клеточной стенки трахеиды ядра лиственницы. (Увел. 560).

Corticium значительно улучшает пропитку, так как антисептик распространяется через отверстия, проделанные им в стенках трахеид, а также через пробуравленные окаймленные поры.

Такова картина распространения гиф деревоокрашивающих грибов на первой стадии поражения древесины. Продолжительность этой стадии не установлена, но, вероятно, она зависит от величины зараженного образца древесины. Чем меньше образец, тем скорее будут использованы легкодоступные питательные вещества и гифы начнут внедряться во вторичные слои клеточных стенок. В больших же образцах, а тем более в бревнах на складах, первая стадия будет продолжаться дольше, так как легкодоступные питательные вещества распределены здесь по большому объему древесины, и гифы смогут легко усваивать эти вещества, переходя из трахеиды в трахеиду через окаймленные поры.

Наши исследования позволяют сделать следующие выводы:
1) деревоокрашивающие грибы на первой стадии развития распространяются по сердцевинным лучам и через окаймленные поры; 2) гифы гриба *Corticium laeve* способны переходить из трахеиды в трахеиду непосредственно через их стенки; 3) чем больше пробуравленных окаймленных пор, тем лучше пропитка древесины; незначительное внедрение гиф во вторичный слой клеточной стенки не улучшает пропитку; 4) не все грибы обусловливают увеличение пропитки ели и лиственницы в одной и той же степени. Так, *Leptographium lundbergii* весьма пригоден для повышения проницаемости древесины лиственницы и не эффективен в этом отношении для еловой древесины.

Литература

Вакин А. Т. (1961). Исследовательские работы Лесотехнической академии им. С. М. Кирова в области защиты древесины. В сб.: Вопросы защиты древесины. — Вакин А. Т., З. Н. Соколова и О. В. Саркисова. (1963). Исследование древесины ели в связи с пропиткой ее антисептиками. Тр. Лен. инст. инженер. ж. д. трансп., 204. — Горшин С. Н. (1953). Дождевание древесины. — Джапаридзе Л. И. (1941). Старческие сдвиги торусов. ДАН СССР, 31, 2. — Калниньш А. И. (1954). Консервирование древесины. Природа, 4. — Крапивина И. Г. (1960). Разрушение грибами синевы вторичного слоя клеточной стенки. Лесн. журн., 1. — Крапивина И. Г. (1961). Исследование разрушающего действия грибов синевы на анатомические элементы древесины. В сб.: Вопросы защиты древесины. — Мейер Е. И. (1953). Определитель деревоокрашивающих грибов. — Миллер В. В., Е. И. Мейер и И. А. Черпцов. (1951). О технических свойствах засинелой древесины. Тр. Центр. н.-и. инст. мех. обраб. древесины, 2. — Туманян С. А. (1956). Данные о путях распространения гиф различных видов деревоокрашивающих грибов в древесине сосны. Изв. АН Арм. ССР, биолог. и с.-х. науки, 9, 8. — Яценко-Хмелевский А. А. (1939). Анатомическое исследование распространения гиф грибов в мертвой древесине Кавказской ели. ДАН СССР, 22, 1. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины. — Findlay W., I. Savori. (1954). Moderfäule. Die Zersetzung von Holz durch niedere Pilze. Holz als Roh- und Werkstoff, 8. — Gäumann E. (1946). Pflanzliche infectionslehre. — Göhre K. (1958). Versuche zur Impregnierung von Kiefernkernholz mit Teeröl. Holz als Roh- und Werkstoff, 1. — Liese W. u. M. Hartmann-Fanenbrock. (1953). Electronenmicroscopische Untersuchungen an verblauten Kiefernholz. Holzforschung, 7 (4). — Phillips E. W. I. (1933). Movement of the pit membrane in coniferous wood with special reference to preservative treatment. Forestry, 7.

Лесотехническая академия
им. С. М. Кирова,
Ленинград.

(Получено 15 IV 1963).

УДК 547.97 : 59 : 58 : (47)

М. С. Алексеева

О ВОЗМОЖНОСТИ ПОЛУЧЕНИЯ НАТУРАЛЬНОГО КАРМИНА В СССР НА РАСТЕНИЯХ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ФЛОРЫ

До середины текущего столетия пищевая промышленность использовала искусственные (синтетические) пищевые красители. Однако выяснилось, что они в подавляющем большинстве случаев вызывают различные тяжелые заболевания человека. Теперь их использование запрещено советским правительством.

В связи с этим перед пищевой промышленностью возник вопрос об изыскании и использовании натуральных безвредных спирто- и водорастворимых растительных и животных пищевых красителей. Здесь в первую очередь обращает на себя внимание натуральный кармин, который до сего времени ввозится в СССР из-за границы. Для получения кармина используются насекомые, носящие название кошенили.

Кошениль — это мелкие хоботные насекомые из подотряда Coccidae (червецов и щитовок). Наиболее известны три вида кошенили: польская (Porphyrophora polonica L.), армянская (P. hamelii Br.) и мексиканская или кактусовая (Coccus cacti L.).

Первые два вида (польская и армянская) относятся к семейству Kermococcideae, а мексиканская — к сем. Dactylopiideae.

Кармин — яркая красная краска, вполне безвредная при использовании в пищевой промышленности. Красящим началом кармина является карминовая кислота ($C_{22}H_{22}O_{13}$) с молекулярным весом около 500. Порошок кармина легко растворяется в воде, спирте, щелочах, не растворяется в эфире; с ионами многих металлов образует комплексные соединения — карминовые лаки. Эти лаки находят широкое применение при окрашивании пищевых продуктов, их используют также для получения акварельных красок. Карминовые (или кошенильные) лаки в смеси с глицерином идут на подкрашивание кондитерских изделий. Спиртовый раствор квасцовых кошенильных лаков употребляется для подкраски ликеров и наливок.

Красящее вещество (кармин) добывается из самок насекомых, поселяющихся на определенных растениях.

Питающими растениями или растениями-хозяевами, например, для польской кошенили являются многие виды, относящиеся к ряду семейств (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Кормовые растения или растения-хозяева польской кошенили

Семейство	Название растения
Rosaceae	*Fragaria vesca* L. Земляника лесная. *Potentilla erecta* (L). Hampe. Лапчатка узик (калган). *P. anserina* L. Лапчатка гусиная. *P. argentea* L. Лапчатка серебристая.
Polygonaceae	*Polygonum alpinum* L. Горец горный.
Caryophyllaceae	*Sclerantus perennis* L. Дивало многолетнее. *Herniaria glabra* L. Грыжник голый. *Malachium aquaticum* (L). Fries. Мягковолосник водный или ясколка водяная. *Cerastium semidecandrum* L. Ясколка пятитычинковая. *Spergularia campestris* (L.). Aschers. Торичник полевой.
Urticaceae	*Parietaria* sp. Постенница.
Ericaceae	*Arctostaphylos uva ursi* (L.) Spr. Толокнянка обыкновенная или медвежья ягода.
Labiatae	*Origanum vulgare* L. Душица обыкновенная.

Польская кошениль с давних времен считалась полезным насекомым. Встречается она на многих (в том числе и сорных) растениях. Она служила источником добычи кармина. Пока не было установлено, что кошениль — насекомое, ее называли «веществом», «произведением», «зернами», «семенами». Наиболее известна она была под названием «канцелярского семени» (см. Берлинский, 1814). Линнеем ей было дано название Coccus polonicus (кошениль польская). Русские называли польскую кошениль «Ивановой кровью», так как сбор ее производился во время празднования дня Ивана Купалы (7 июля по новому стилю). Отсюда же происходит немецкое название кошенили Johannisblut. По сообщению М. Берлинского (1814), кошениль прозвали «червецом» за ее багряный или «червленный» (т. е. красный) цвет.

В мировой торговле польская кошениль как товар известна с 1526 г. Ее промышленное значение было в то время очень велико. Польская кошениль применялась в пищевой промышленности, текстильном производстве, парфюмерии, а также в живописи и медицине. В пищевой промышленности кармин кошенили находил широкое применение вследствие его полной безвредности для здоровья человека. Его использовали для окрашивания сиропов, ликеров, водок, вин и кондитерских изделий. В текстильной промышленности кармин употреблялся для окраски шерстяных и шелковых тканей. Он также находил применение в производстве сафьяна. В живописи кармином и карминным лаком пользовались для писания картин. В медицине польская кошениль употреблялась, по-видимому, для лечения астмы, нервного кашля, желудочных спазм.

Польша и Украина (тогда Малороссия) в давние времена торговали кошенилью с Турцией и Арменией. В Турции эту краску употребляли для крашения шелка, сафьяна, шерсти и других изделий. Турецкие женщины делали из кошенили румяна. Голландцы закупали в Данциге кошениль для окраски сукна в алый цвет.

Географическое распространение польской кошенили в данное время довольно обширно. Она встречается в Европе, в том числе и в Польше. В СССР она распространена в Крыму, на Кавказе, а также на Европейской равнине.

Для получения кармина кошениль собирают с корней и корневищ ее кормовых растений. Сбор производится обычно с 20 июня по 20 июля, т. е. до ухода кошенили с корней в почву для зимовки. Зимует кошениль в почве за пределами своего кормового растения, в коконах из восковых выделений самки. Длительность периода зимовки — 8 с лишним месяцев (со второй половины августа по май). В мае личинки насекомых 1-го возраста ползают по растению в течение 3—4 часов и затем располагаются на корнях растений-хозяев. Они погружают свои хоботки до самого основания в ткани растения и приступают к сосанию клеточного сока. Период питания кошенили охватывает 1.5 месяца — от начала мая до второй половины июня. К 20 июня личинки перестают питаться, тело их очень быстро покрывается твердой оболочкой, образуемой секреторными выделениями, после чего они принимают вид гладкой шаровидной цисты. Примерно через месяц из цист выходят подвижные личинки самцов и взрослые самки, те и другие сходны по внешнему виду. Самцы окукливаются. В среднем через 7 дней из куколки вылетают крылатые самцы. Интенсивный лёт самцов наблюдается в жаркие часы дня, когда они в поисках самок летают над самой поверхностью земли. Спаривание происходит через 5—7 часов после вылета самцов. Один самец может оплодотворить в среднем 8 самок. После спаривания самцы погибают.

Самки после спаривания уходят в землю и через сутки-двое (а иногда через 6—10 суток) покрываются густыми ватообразными выделениями, состоящими из восковых нитей, которые образуют белые пушистые кокончики. Обычно через 4—5 дней после спаривания самка начинает откладывать яйца. Созревание яиц начинается еще в теле самки, находящейся в коконе. По мере созревания, яйца откладываются в пространстве (образующемся в результате сокращения объема тела самки) — выводковой камере. В этой камере и вылупляются личинки. После окончания яйцекладки самки погибают. Одна самка в среднем откладывает до 300 яиц (максимально примерно 700).

Помимо польской кошенили в России до революции предметом промысла являлась и армянская кошениль или кошениль араратской долины. Распространена она в Армянской ССР и Ленкоранском районе Азербайджанской ССР. Ее растениями-хозяевами служат некоторые злаки (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Кормовые растения армянской кошенили

Семейство	Название растения
Gramineae	*Poa pratensis* L. Мятлик луговой. *P. trivialis* L. Мятлик обыкновенный. *Aeluropus litoralis* (Gouan.) Parl. Прибрежница солончаковая. *A. repens* (Desf.) Parl. Прибрежница ползучая. *Phragmites communis* Trin. Тростник обыкновенный.

Сотрудница Института зоологии Армянского филиала АН СССР А. С. Аветян (1940) наблюдала массовый выход самок на поверхность земли. И. Шопен в 1852 г. отметил, что «. . . бо́льшую часть времени она проводит под землей, но когда солнце начинает согревать землю, выходит на поверхность. В некоторых местах она водится в таком множестве, что земля представляет собою как бы ковер, испещренный красными узорами. Скот, здесь пасущийся, имеет ноги как бы выкрашенные в красную краску от растоптанной им кошенили». В недалеком прошлом Л. Бек-Осепян (1932 г.) и А. С. Аветян (1940) поднимали вопрос о промышленном использовании в СССР кошенили, но это предложение тогда не получило поддержки, так как промышленность применяла, как правило, синтетические красители.

В XIX в. сбором кошенили и приготовлением из нее краски занимались жители города Эчмиадзина.

Польский зоолог И. Гамель в 1835 г. написал работу «Об армянской кошенили», привлекая к ней внимание ученых и торговцев. В 1929—1931 гг. группа научных работников Московского университета в летние месяцы изучала биологию кошенили в Араратской долине.

Сейчас в Армянской ССР никто не занимается ни изучением растений-хозяев, ни разведением кошенили для получения натурального кармина. В то же время очевидно, что при известном внимании к нему заинтересованных учреждений промысел этот может быть легко восстановлен.

К началу XX столетия натуральный кармин был вытеснен искусственными красками. В настоящее время кошениль используют (в небольшом количестве) лишь некоторые племена курдов. В 1946 г. инженером Х. И. Галфаяном на базаре в г. Ереване у крестьянина-курда был приобретен 1 кг сухих насекомых. С ними он проводил некоторые опыты по крашению шерсти, шелка и хлопчато-бумажных тканей.

В 1962 г. по поручению Ленинградского Совнархоза Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР провел научную разведку, организовав поиски кошенили. В течение года были выявлены и обследованы очаги распространения польской

кошенили в Мичуринском районе Тамбовской области. Совместно с сотрудником Научно-исследовательского института садоводства им. И. В. Мичурина О. Н. Смирновой было осуществлено рекогносцировочное обследование участков, на которых ранее (в 1939—1941 гг.), по имеющимся сведениям, были обнаружены колонии польской кошенили. В основном просматривались ягодники (земляника) в селах Старо-Торбеево, Большое Лаврово, Малое Лаврово и Липовка. При тщательном обследовании был обнаружен участок со сплошными колониями кошенили. Это были двухлетние посадки земляники на площади 3 га. 5 мая наблюдался массовый выход бродяжек кошенили из коконов. В середине мая личинки польской кошенили вместе с растениями-хозяевами (виды *Fragaria*, *Potentilla*) нам удалось завезти в Ленинград и поселить на питомнике в г. Павловске Ленинградской области на территории Ленинградской зональной опытной станции плодовоягодных культур.

В середине июня была завезена вторая партия насекомых, находившихся в стадии цист с растениями-хозяевами. Эта партия также была поселена на растениях-хозяевах упомянутого питомника в Павловске.

В течение всего летнего и осеннего периодов регулярно проводились наблюдения за растениями-хозяевами польской кошенили и насекомыми. Растения-хозяева, завезенные из Мичуринского района Тамбовской области, хорошо прижились на питомнике, а насекомые нормально развивались, прошли все стадии развития и к концу сезона ушли на зимовку в почву.

Летом 1963 г., в июне, когда насекомые развились до стадии цист, нами был собран урожай кошенили в Мичуринском районе Тамбовской области с 3 га посадок земляники, забронированной нами в колхозе им. С. М. Кирова.

По литературным данным (БСЭ, т. 23), в производственных условиях с 1 гектара лапчатки, земляники или других растений-хозяев можно получать за один сезон до 300—400 кг кармина. Таким образом, для получения 10 т кармина потребуется площадь в 30—40 га. Эти данные нуждаются в проверке. На основании опытов, заложенных нами в 1962 г., они будут уточнены.

Простота и доступность приемов получения натурального кармина позволяет считать, что организация его производства не встретит особых затруднений. Очевидно, производство натурального кармина в СССР может быть сравнительно легко организовано на отечественном материале без ввоза живых насекомых из-за границы, путем использования в средней полосе СССР польской кошенили, а на юге — армянской.

Данная работа выполнена при участии и под руководством Н. И. Шарапова, которому автор приносит свою благодарность.

Литература

Авдалбегян С. Т. (1962). Армянская кошениль и места ее распространения в Араратской долине. Изв. АН Арм. ССР, XV, 7. — Аветян А. С. (1949). К вопросу о кошенили в Армении. Изв. Арм. ФАН СССР, XX, 4—5. — Архангельская А. Д. (1935). Карминоносные червецы Средней Азии и некоторые близкие к ним виды. — Берлинский М. (1814). Наставление о собирании и приготовлении червеца или русской кошенили в Южных губерниях Российской империи. — Борхсениус Н. С. (1950). Червецы и щитовки СССР (Coccidea). Определит. по фауне СССР, 32. — Васильев И. В. (1934). О некоторых новых и малоизвестных вредителях плодово-ягодных культур. Тр. Центр. генетич. плодово-ягодн. лабор. им. И. В. Мичурина. — Добрынин И. А. (1929). Естественные и органические красящие вещества. — Клинге А. Г. (1916). Сборник техно-химических рецептов. — Кузин Б. С. (1933). Развитие и образ жизни червецов рода Margarodes. Бюлл. Научно-исслед. инст. Моск. гос. унив. — Роллов А. Х. (1908). Дикорастущие растения Кавказа. — Смирнова О. Н. (1940). Вредитель земляники — польская кошениль и меры борьбы с нею. Садовод., 11—12. — Смирнова О. Н. (1947). Биология вредителя земляники — польской кошенили (Porphyrophora polonica L.) и меры борьбы с нею. Диссерт. Мичуринск. — Тихомиров В. А. (1900). Учебник фармакогнозии, 1. — Хаджибейли З. К. (1957). К изучению карминоносных червецов в Грузии. Тр. Инст. защиты раст. Груз. ССР, XII. — Hamel J. (1835). Ueber Cochenille am Ararat und über Wurzelcochenille, im Allgemeinen. Memoires Acad. Sci. St.-Petersb., VI ser. Sci. math. physiq. et natur., 2. Sci. nat., I (3) : 9—64. — Jakubski A. W. (1934). Czerwiec Polski (Porphyrophora polonica L.). Stugfum historyczne, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 I 1963).

УДК 582.381 : 581.6 : 615

В. И. Чопик и Ю. И. Никитин

ПЛАУН БАРАНЕЦ *LYCOPODIUM SELAGO* L. — НОВОЕ ЛЕКАРСТВЕННОЕ РАСТЕНИЕ

С 2 рисунками

Среди многочисленных лекарственных растений Украинских Карпат, используемых в народной медицине, выявлено новое лекарственное растение — плаун баранец *Lycopodium selago* L., который с успехом может применяться для лечения хронических форм алкоголизма.

Плаун баранец *Lycopodium selago* L. s. l. — многолетнее травянистое вечнозеленое споровое растение из семейства *Lycopodyaceae*. Распространен очень широко по земному шару, от Новой Земли, Шпицбергена и Гренландии (81°43') на севере до Альп, Пиренеев, Северного Кавказа и Средней Азии на юге. В горах Латинской Америки, на Азорских островах и Борнео, а также в Тасмании и других внетропических районах южного полушария замещается близкими видами — *L. fuegianum* Roivanen и др. (Herman, 1956). В умеренной зоне Европы, Азии и Северной Америки распространен главным образом в лесных областях, как в горах, так и на равнине, а в более южных районах встречается в основном в горах. Избегает засушливых областей, таких как Венгерская низменность, вечнозеленая область Средиземноморья и т. п. (Hegi, 1906).

По «Флоре СССР», в Советском Союзе ареал *L. selago* охватывает европейскую часть СССР, Кавказ (кроме Восточного и Южного Закавказья), Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию (Джунгарский Алатау, Тарбагатай), Дальний Восток; распространен он также в советской и зарубежной Арктике (Толмачев, 1960а, 1960б).

В Украинских Карпатах плаун баранец встречается разбросанно, отдельными группами, начиная от пояса широколиственных и темнохвойных лесов с высоты 500—600 м над ур. м. до альпийского пояса включительно (2000 м над ур. м.), и нигде не образует хотя бы незначительных сплошных зарослей.

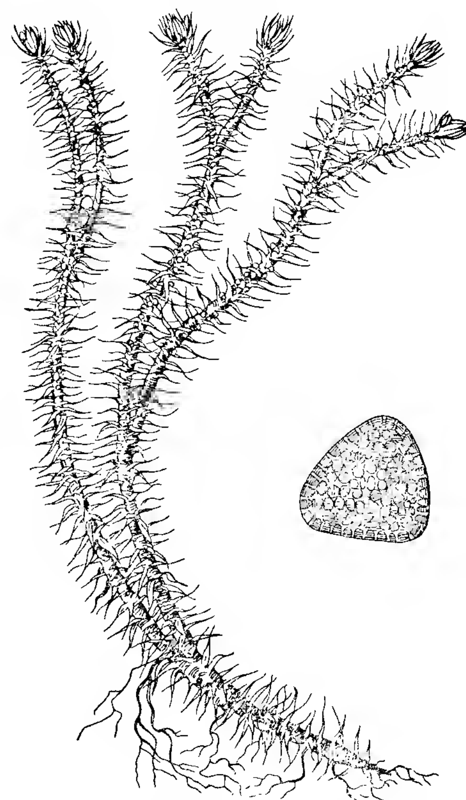


Рис. 1. *Lycopodium selago* L. v. *recurvum* Desv., *справа* — спора.

Обращает на себя внимание, что здесь он произрастает в крайне различных экологических условиях и растительных сообществах. В лесном поясе растет преимущественно на сильно увлажненных и затененных мшистых местах, на стволах сваленных деревьев, на камнях и т. д. В субальпийском и альпийском поясах растет в луговых формациях на открытых солнечных местах, преимущественно на каменисто-щебнистых субстратах.

При детальном ознакомлении со сборами растений из различных мест легко убедиться, что *L. selago* представлен двумя разновидностями, распространение которых зависит от высоты над уровнем моря и характера местообитания. По морфологическим признакам они наиболее близки к известным в литературе формам: v. *recurvum* Desv. v. *appressum* Desv.

Как отмечает А. И. Толмачев (1960а), свойственный *L. selago* полиморфизм давно обратил на себя внимание ботаников и дал основание разным исследователям выделить в нем отдельные формы, разновидности и даже виды (Neilreich, 1859; Hegi, 1906; Zapałowicz, 1906; Desvaux, 1927; Петров, 1930; Толмачев, 1960б, и др.).

А. И. Толмачев (1960б), детально разбирая систематику *L. selago* L. s. l. для советской Арктики, отмечает произрастание здесь v. *appressum* Desv. как одну из разновидностей *L. selago* L. s. str.

Приводим описание двух форм *L. selago*, собранных в Украинских Карпатах.

V. *recurvum* Desv. (рис. 1). Стебли 8—26 см длины, преимущественно 3—4 раза дихотомически разветвленные, в нижней части изогнутые, восходящие. От основания стебля, прижатого к земле, отходят тонкие корни. Верхушки ветвей часто согнутые, тупо закругленные.

Листья линейно-ланцетные, тонко-длиннозаостренные, цельнокрайние, иногда слабозазубренные, спирально размещены в 8 рядов, от стебля отстоящие горизонтально или в нижней части растения направленные вниз. Спорангии желтые, хорошо заметные, размещенные в пазухах обыкновенных листьев, как правило, в верхней трети стебля. Кроме спор, хорошо размножается вегетативно почками (луковицами), образующимися в пазухах листьев и легко отпадающими при созревании. Все растение темно-зеленое.

Растет преимущественно в лесном поясе, на верхней границе леса, в криволесье из ольхи зеленой *Alnus viridis* и сосны горной («жереп») *Pinus mughus*, достигая высот 1000—1400 м над ур. м. В этих условиях чаще всего встречается вместе с *Athyrium alpestre*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum lobatum*, *P. lonchitis*, *Dryopteris linnaeana*, *Lycopodium annotinum*, *Campanula abietina*, *Leucanthemum rotundifolium*, *Lysimachia nummularia*, *Veronica montana*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и многими другими видами.

Чаще всего встречается на склонах северных и северо-восточных экспозиций.

V. appressum Desv. (рис. 2). Стебли 4—12 см высоты, преимущественно 2—3 раза дихотомически разветвленные, почти прямые, на верхушке заостренные. Листья короче, чем у предыдущей формы, ланцетные, коротко заостренные, прижатые к стеблю, иногда в нижней части растения косо вверх направленные, жесткие. Спорангии менее заметны, чем у v. *recurvum*, почки хорошо заметные, особенно на верхушке стебля. Растение желтоватое.

Рис. 2. *Lycopodium selago* L. v. *appressum* Desv., *справа* — споры.

Растет на лугах субальпийского и альпийского поясов, на солнечных местах, преимущественно на каменисто-щебнистых субстратах. Чаще встречается на склонах южных и юго-западных экспозиций. Здесь растет вместе с такими видами, как *Lycopodium alpinum*, *Rhododendron kotschyi*, *Loiseleurea procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus trifidus*, *Festuca supina*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum*, *Carex sempervirens*, *Carlina acaulis*, *Campanula alpina* и др. При сравнении высокогорной формы в ее крайнем выражении с «типичным» *L. selago* создается впечатление, что это отдельный вид со своим ареалом.

Обе формы замещают друг друга в различных поясах, но в местах контакта их ареалов можно заметить переходы от v. *recurvum* к v. *appressum*, выраженные, однако, не четко. В связи с этим окончательное установление таксономической обособленности данных разновидностей требует дополнительных исследований. С этой целью в Ботаническом саду АН УССР в Киеве были интродуцированы растения из крайних точек их ареала и высажены в одинаковых экологических условиях. Растения чувствуют себя хорошо, у них созревают споры и образуются почки. В течение трех лет не удалось заметить определенной тенденции к изменению морфологических признаков в сторону какой-либо формы этого вида. Заметная разница наблюдается в сроках прорастания почек. Почки v. *recurvum* начали прорастать на 25-й день посева, причем проросло 100% их, почки v. *appressum* начали прорастать только на 52-й день, и значительно менее дружно. Эти две разновидности существенно отличаются и по сумме алкалоидов. Вполне вероятно, что здесь мы имеем дело с примером изменений количества вещества в зависимости от среды обитания, что само по себе явление обычное в природе.

Результаты химического анализа описываемого плауна приведены в табл. 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Содержание органических и неорганических веществ в растениях *Lycopodium selago* в % на абсолютно сухой вес

Образцы разновидностей	Углеводы			Азотистые вещества			Клетчатка	Зола
	моносахара	сахароза	крахмал	общий азот	белковый азот	растворимый азот		
var. *recurvum*, 1000 м над ур. м.	0.35	18.12	Нет	1.49	1.28	0.21	15.79	3.77
var. *appressum*, 1900 м над ур. м.	0.75	17.81	Нет	1.34	1.10	0.24	14.60	3.65

ТАБЛИЦА 2

Спектральный анализ содержания элементов в растениях плауна баранца *Lycopodium selago* var. *appressum*, собранного на высоте 1900 м над ур. м.

Кремний (Si)	Очень много (значительно больше 1%).
Алюминий (Al)	То же
Магний (Mg)	Много (несколько процентов).
Кальций (Ca)	То же
Железо (Fe)	»
Марганец (Mn)	Десятые доли процента.
Никель (Ni)	Следы (тысячные доли процента).
Кобальт (Co)	То же
Титан (Ti)	Десятые доли процента.
Ванадий (V)	Очень мало (сотые доли процента).
Хром (Cr)	Следы (тысячные доли процента).
Цирконий (Zr)	Очень мало (сотые доли процента).
Медь (Cu)	То же
Свинец (Pb)	Мало (сотые доли процента).
Серебро (Ag)	Незначительные следы (десятитысячные доли процента).
Олово (Sn)	То же.
Бериллий (Be)	»
Скандий (Sc)	»
Фосфор (P)	Десятые доли процента.
Натрий (Na)	Много (несколько процентов).
Стронций (Sr)	Мало (сотые доли процента).
Барий (Ba)	То же
Калий (K)	Очень много (значительно больше 1%).

Для выяснения лечебных свойств плауна баранца и особенно химической природы действующего вещества, необходимо было в первую очередь провести анализы на содержание алкалоидов. В литературе имеется указание (Полезные растения СССР, 1951), что из плауна баранца выделен алкалоид селягин, но химическая структура его не приводится.

Для анализов на содержание суммы алкалоидов растения были собраны в период спороношения. Определение суммы алкалоидов проводилось общепринятым методом.[1]

Воздушно-сухой вес исходного материала равнялся: у образца 1 (*L. selago* v. *recurvum*) 74.42 г; у образца 2 (*L. selago* v. *appressum*) 74.15 г. Вес суммы алкалоидов составил в образце 1 0.561 г или 0.75%, в образце 2 0.353 г или 0.48%.

Алкалоиды выделены в виде полутвердой светло-коричневой массы с характерным для отвара плауна запахом (запах мышиного помета). Выделенные основания (эквивалент нейтрализации для 1-го образца — 356, для 2-го — 310) дают типичные реакции на алкалоиды, в частности осадок с кремневольфрамовой кислотой. Интересно отметить, что полученные алкалоиды с раствором молибдата аммония в концентрированной серной кислоте дают коричневую краску, быстро переходящую в синюю. Аналогичную реакцию дают кодеин и апоморфин. Последний широко применяется для лечения хронического алкоголизма.

Одним из наиболее распространенных способов выявления новых растений, которые могут стать источником ценных лечебных средств, является глубокое и всестороннее изучение лекарственных растений народной медицины.

В специальной литературе имеются указания на лекарственные свойства плауна булавовидного (*L. clavatum*) и других видов. В народной же медицине имеет применение и плаун баранец; отвар из него издавна применяют в качестве слабительного, рвотного и абортивного средства. Данный вид плауна считается ядовитым растением, в связи с чем употребляется также некоторыми народами (например, в Скандинавии) для борьбы с паразитами домашних животных и человека. Он служит также источником получения прочной желтой краски для шерстяных тканей.

Искоренение прочной привычки к алкоголю, выработанной в течение многих лет злоупотребления им, требует применения препаратов, способствующих возникновению нового условного рефлекса, — эмоционально-отрицательной реакции на алкоголь.

Рвотные свойства плауна баранца и послужили основанием испробовать его как средство для лечения больных хронической формой алкоголизма.

Лечебные свойства плауна баранца исследовались с 1958 г. в клинике Киевского городского психоневрологического диспансера и в наркотическом отделении Киевской психиатрической больницы им. И. П. Павлова. Проверка на животных (собаках, кошках) показала, что, вопреки существующему мнению, токсичность плауна очень незначительная.

[1] Эту работу выполнил химик В. Т. Островерхов, за что авторы выражают ему благодарность.

Лечение проводилось по методике, предложенной специалистом по лечению алкоголизма проф. И. В. Стрельчуком и усовершенствованной в процессе наших исследований.

Сущность лечения заключается в выработке отрицательной условно-рефлекторной реакции на алкоголь у больных, страдающих хроническим алкоголизмом. Больные принимали внутрь по 60—100 г (в зависимости от веса и общего состояния) 5%-го отвара плауна, а спустя 5 мин. им предлагалось выпить 20—30 г водки. Через 10—20 мин. у больных отмечалось состояние, сходное с состоянием опьянения. Затем начиналось повышенное слюнотечение, появлялись тошнота и неприятные ощущения в желудке. Через каждые 15—20 мин. больным снова давали выпить глоток водки. Тошнота при этом сразу усиливалась и наступала обильная рвота. Тошнотно-рвотная реакция длилась от 3 до 7 часов, рвота за это время происходила в среднем до 10 раз.

Уже после первого сеанса у большинства больных при виде алкоголя появлялась гримаса отвращения и они отстраняли от себя предлагаемый им спиртной напиток. Для выработки и закрепления отрицательной условно-рефлекторной реакции необходимы от 2 до 5 сеансов через 5—6 дней.

Из 20 больных, проходивших курс лечения при помощи плауна, у 17, т. е. у 85%, возникло явное отвращение к спиртным напиткам. Причем это были больные, страдающие выраженной формой хронического алкоголизма с многолетней давностью заболевания. Большинство из них в прошлом подвергалось антиалкогольному лечению апоморфином, тиосульфатом натрия, антабусом и другими препаратами, которые оказались для них малоэффективными.

Когда больному вместо отвара было предложено выпить спиртовый раствор суммы алкалоидов, выделенных из плауна (соответствующей концентрации), реакция была характерной и очень хорошо выраженной. Этим экспериментом было доказано, что действующим веществом, вступающим в организме человека в реакцию с алкоголем и вызывающим тошноту и сильную рвотную реакцию, является алкалоид. Данный алкалоид следует считать специфическим фактором, поскольку алкалоиды других видов плаунов аналогичной реакции не вызывают.

В дальнейшем лечение проводилось раствором алкалоида, который примешивался к спиртному напитку, даваемому больному.

Выводы

1 Предварительные исследования показали, что плаун баранец является эффективным средством лечения больных хроническим алкоголизмом и заслуживает дальнейшего всестороннего и углубленного изучения.

2. Лечение с применением плауна баранца имеет ряд преимуществ по сравнению с препаратами аналогичного действия, используемыми в настоящее время в практике лечения алкоголизма, в частности, такими, как апоморфин, тиосульфат натрия и др. Эти преимущества выражаются: а) в быстроте выработки эмоционально-отрицательной реакции, что значительно сокращает тяжелый для больного период лечения; б) в отличие от антабуса предлагаемый препарат не дает таких побочных осложнений, которые иногда являются причиной смерти.

3. Плаун баранец дает положительные результаты при лечении тяжелых форм хронического алкоголизма в случаях, когда этого невозможно добиться при помощи апоморфина и тиосульфата натрия.

4. Работы по дальнейшему углубленному изучению лечебных свойств плауна баранца как источника ценного лекарственного препарата следует проводить в двух направлениях: а) установить химическую природу действующего алкалоида с тем, чтобы выяснить возможность синтеза необходимого препарата или его производных, что открыло бы широкие возможности для его промышленного производства; б) изучить биолого-экологические особенности плауна с целью введения его в культуру и возможности массового разведения его в естественных условиях произрастания.

Предварительные опыты по первичной интродукции плауна баранца в Ботаническом саду АН УССР, его успешное размножение здесь вегетативным путем дают основание надеяться на положительные результаты в этом направлении.

Литература

Г а м м е р м а н А. Ф. (1960). Курс фармакогнозии. — И л ь и н М. М. (1934). *Lycopodiaceae*. Флора СССР, I. — К о з і й Г. В. (1960). Рослинні ресурси Українських Карпат та їх раціональне використання. В сб.: Флора и фауна Карпат. — П е т р о в В. А. (1930). Флора Якутии, I. — П о л е з н ы е р а с т е н и я СССР. (1951). I. Отв. ред. М. М. Ильин. — С о к о л о в В. С. (1958). Основные итоги и задачи работы по лекарственным растениям в Советском Союзе. В сб.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. — С т р е л ь ч у к И. В. (1959). О дифференциации хронического алкоголизма и выработке отрицательной условной реакции на алкоголь при помощи ликоподиум селяго. В сб.: Алкоголизм. — Т о л м а ч е в А. И. (1960а). Об арктических формах *Lycopodium selago* L. s. l. Бот. матер. герб. БИН'а АН СССР, XX. — Т о л м а ч е в А. И. (1960б). Арктическая флора СССР, I. — Ф е д о р о в Ал. А. (1961). Растительные ресурсы СССР на службу народному хозяйству. Бот. журн. 10. — Ф л о р а УРСР. (1936). I. — D e s v a u x A. (1827). Prodrome de la famille des Fougères. — H e g i G. (1906). Flora

von Mitteleuropa, I. — H e r m a n F. (1956). Flora von Nord- und Mitteleuropa. — N e i l r e i c h A. (1859). Flora von Nieder-Osterreich. — W a r b u r g O. (1913). Die Pflanzenwelt, I. — Z a p a ł o w i c z H. (1906). Krytyczny przeglad roślinności Galicji, I.

Центральный республиканский
ботанический сад
Академии наук УССР,
г. Киев
и Киевский городской
психоневрологический диспансер.

(Получено 20 II 1962).

УДК 582.542 : 581.14 : 551.52

Н. А. Кондурушкин

ОБ ОПТИМАЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ЯРОВИЗАЦИИ ОЗИМЫХ ЗЛАКОВ

Селекционная практика, в частности работы по переделке озимых форм растений в яровые и яровых в озимые, показала необходимость дальнейшего изучения стадии яровизации вегетирующих растений как со стороны потребности растений в температурах различных уровней и длительности, так и со стороны действия тех или иных световых условий, принимающих участие в формировании стадии яровизации (Лысенко, 1952).

Действие температуры и света при яровизации на развитие озимых растений изучено недостаточно, что до настоящего времени не позволяет исследователям выработать какую-либо единую точку зрения по этой проблеме.

В. И. Разумов (1961) указывает, что оптимальная температура для яровизации вегетирующих растений должна быть неизбежно более высокой, чем для яровизации семян уже потому, что при температуре от 0 до 2° в растении не может достаточно интенсивно идти фотосинтез, обеспечивающий энергетическими веществами процесс яровизации.

Чаще всего исследователи, работающие над яровизацией озимых злаков на свету, затрудняются точно определить верхнюю предельную температуру яровизации вегетирующих растений, однако подавляющее большинство сходится на том, что наиболее благоприятные для яровизации температуры расположены в диапазоне от 0 до 10, 12°.

Д. А. Долгушин (1958), О. А. Никифоров (1962) и др. показали, что при температурах, благоприятных для яровизации, озимые злаки яровизируются на длинном (непрерывном) дне быстрее, чем на коротком дне или в темноте.

А. А. Авакян (1960) указывает, что длинный день при яровизации позволяет многим озимым растениям проходить стадию яровизации при повышенной температуре быстрее, чем при более низкой температуре в темноте и на коротком дне, т. е. длинный день как бы повышает температурный оптимум яровизации, причем для различных биотипов по-разному.

Изучая развитие озимых культур на Крайнем Севере, мы столкнулись с необходимостью в целях получения детальных данных по действию света при яровизации провести соответствующие опыты в строго контрольных условиях температуры и света. Такие опыты были проведены в 1959—1962 гг. в камере искусственного климата Полярной опытной станции ВИРа.

Методика опытов

Семена озимой ржи 'Вятка' и озимой пшеницы 'Украинка' в течение трех суток проращивались на влажном кварцевом песке (предварительно прокаленном) при температуре 23, 25° на круглосуточном освещении, после чего растильни с зелеными проростками переносились в камеры, где поддерживались благоприятные для яровизации температуры от 1 до 13°. Растения яровизировались на непрерывном свету от 500-ваттных зеркальных ламп накаливания ЗН-8, дававших 11 000—12 000 эрг/см² сек. физиологической радиации на уровне растений. От прямого воздействия инфракрасного излучения ламп растения были защищены полиамидной пленкой. Песок в растильнях регулярно смачивался дистиллированной водой.

После окончания воздействия пониженными температурами растения пересаживались в вегетационные сосуды, набитые перегнойной землей, и выращивались при температуре 23, 25° на непрерывном свету от ламп дневного света (ДС-40), смонтированных на подвесных рамах. По мере роста растений рамы с лампами периодически перемещались на более высокий уровень над сосудами таким образом, чтобы интенсивность физиологической радиации, получаемой верхними листьями, была постоянно в пределах от 40 000 до 42 000 эрг/см² сек. Влажность почвы в сосудах поддерживалась на уровне 60—70% от полной влагоемкости. Относительная влажность воздуха в течение опыта колебалась от 45 до 70%. В сосудах растения выращивались в течение 100 дней. Повторность вариантов в опытах была 3—4-кратная (по количеству вегетационных сосудов с 12 растениями в каждом сосуде). Фенодаты отмечались для каждого растения в отдельности путем навешивания соответствующих этикеток на растения.

Особенностью настоящих опытов является то, что растения после прекращения воздействия пониженными температурами имели весьма неблагоприятные температурные и световые условия для дояровизации: температура не опускалась ниже 23°, а интенсивность света, играющая при яровизации злаковых растений значительную роль (Федоров, 1960), не превышала 42 000 эрг/см² сек. (около 10 500 лк) в области физиологической радиации. Такой светотемпературный режим позволяет наблюдать четкие различия в развитии растений в зависимости от условий яровизации.

Яровизация при постоянной температуре

Известно, что озимые формы хлебов имеют весьма существенные различия в стадии яровизации в зависимости от конкретных экологических условий, прежде всего температурных и световых, в которых формировался данный биотип (Разумов, 1961).

Если температура около 2° является одинаково благоприятной для яровизации семян как озимой ржи 'Вятка', так и озимой пшеницы 'Украинка' (Разумов, 1961), то при яровизации на свету растения этих двух биотипов имеют заметно различные потребности в температуре (табл. 1): для 'Украинки' более благоприятна температура 8, 10°, а для 'Вятки' 5, 8°. Такая закономерность выявляется и при 45 и 60 сутках воздействия на растения пониженными температурами. Мы полагаем, что данные табл. 1 подтверждают указания тех авторов, которые пишут о повышении температурного оптимума яровизации растений на свету по сравнению с яровизацией семян в темноте.

ТАБЛИЦА 1

Влияние постоянной температуры при яровизации растений озимых хлебов на непрерывном свету

Варианты	Температурные условия яровизации		Озимая рожь 'Вятка'		Озимая пшеница 'Украинка'	
	длительность воздействия пониженной температурой (в сутках)	температура при яровизации (в °C)	количество суток с конца охлаждения до 50% колошения	количество выколосившихся растений (в %)[1]	количество суток с конца охлаждения до 50% колошения	количество выколосившихся растений (в %)[1]
1	45	1, 5	40	68	49	76
2	45	5, 8	38	78	46	81
3	45	8, 10	—	25	39	94
4	45	10, 13	—	0	67	72
5	60	1, 5	30	100	41	91
6	60	5, 8	25	100	42	100
7	60	8, 10	32	91	32	100
8	60	10, 13	—	32	32	92

Яровизация при меняющейся температуре

Если вопрос о температурных потребностях растений при яровизации на свету изучался недостаточно, то изменение этих потребностей в процессе яровизации изучалось еще менее.

Переделка озимых форм в яровые при яровом посеве основана на способности растений яровизироваться, хотя и медленно, при повышенных температурах. Эта способность растений, как показали многочисленные исследования, выражена тем заметнее, чем далее продвинулось растение в прохождении стадии яровизации.

Показано (Разумов, 1961), что процесс дояровизации при повышенной температуре на длинном дне протекает успешнее, чем на коротком. В Хибинах при яровом посеве (конец мая—начало июня) в открытом грунте озимая рожь 'Вятка' под действием естественных пониженных температур успевает пройти стадию яровизации, судя по наблюдениям за временем дифференциации конуса нарастания, к концу июля—началу августа, т. е. в течение 60—75 суток (в зависимости от температурных условий года). Той же озимой ржи 'Вятке', но посеянной в середине июля (оптимальные сроки для Хибин), требуется 100—120 суток для завершения стадии яровизации в поле под действием осенних светотемпературных условий, хотя, казалось бы, пониженные температуры августа—октября более благоприятны для яровизации, чем температурный режим июня—июля. Такие значительные различия в темпах весенней и осенней яровизации растений в Хибинах безусловно связаны с длиной дня, при которой начинается и проходит яровизация в зависимости от срока посева, однако, на наш взгляд, направленность изменения температурного режима, т. е. тенденция к повышению или понижению средних температур, характерная соответственно для весны или осени,

[1] Спустя 100 дней после окончания воздействия пониженной температурой.

также играет немаловажную роль. Для проверки этого предположения был проведен соответствующий опыт.

Как и в предыдущем опыте, проростки злаков яровизировались на непрерывном свету в камере искусственного климата в течение 45 суток. Спустя 15 и 30 суток после начала воздействия пониженными температурами растения переводились на более высокую или более низкую температуру, т. е. в диапазоне температур, благоприятных для яровизации, осуществлялась имитация тенденции к повышению или понижению температуры в период яровизации. Результаты опыта представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Влияние на развите озимых хлебов изменения температурного режима при яровизации растений на непрерывном свету

Варианты	Температурные условия яровизации				Озимая рожь 'Вятка'		Озимая пшеница 'Украинка'	
	длительность начального периода яровизации (в сутках)	температура в начальный период яровизации (в °C)	длительность конечного периода яровизации (в сутках)	температура в конечный период яровизации (в °C)	число дней с конца охлаждения до колошения 50% растений	количество выколосившихся растений (в %)[1]	число дней с конца охлаждения до колошения 50% растений	количество выколосившихся растений (в %)[1]
1	30	1, 5	15	5, 8	35	83	49	100
2	15	5, 8	30	1, 5	52	61	55	79
3	30	5, 8	15	8, 10	40	80	36	100
4	15	8, 10	30	5, 8	—	9	86	57

Данные табл. 2, по нашему мнению, достаточно четко свидетельствуют о непостоянстве температурных потребностей растений при яровизации. Если повышение температуры в процессе яровизации дало ускорение развития по сравнению с яровизацией при постоянной температуре (см. табл. 1, вар. 1—3), то снижение температуры в ходе яровизации сказалось на развитии как озимой ржи, так и озимой пшеницы резко замедляющим образом, особенно в варианте снижения температуры с 10 до 5°.

Очевидно, что для наиболее быстрого прохождения процессов яровизации на свету растения в начале стадии яровизации требуют более низких температур, чем в завершающий период. Поскольку в настоящем опыте растения яровизировались при температурах, благоприятных для яровизации, постольку можно говорить о повышении в процессе прохождения стадии яровизации температурного оптимума яровизации растений на свету.

С конца мая и весь июнь растения в Хибинах яровизируются на непрерывном дне при температурах, в основном благоприятных для яровизации, особенно в «ночные» часы. В этот период происходит повышение среднесуточных температур воздуха от 4.5° в конце мая до 12.2° в конце июня (средние третьих декад по многолетним данным).

Учитывая результаты изложенных выше опытов, можно сказать, что в Хибинах ускоренная весенняя яровизация растений объясняется не только действием света и наличием благоприятных для яровизации температур, но также и благоприятным режимом температур, повышающихся в ходе яровизации. Можно сделать следующие выводы применительно к озимой ржи 'Вятка' и озимой пшенице 'Украинка':

1. Непрерывный свет при яровизации зеленых проростков озимой ржи и озимой пшеницы обусловливает повышение температурного оптимума яровизации по сравнению с яровизацией наклюнувшихся семян в темноте.

2. Одинаковые световые условия при яровизации повышают температурный оптимум яровизации растений озимой пшеницы более значительно, чем озимой ржи.

3. При яровизации растений на непрерывном свету температурный оптимум яровизации в течение стадии яровизации не остается постоянным, но повышается в процессе прохождения растениями стадии яровизации.

Литература

Авакян А. А. (1960). Биология развития сельскохозяйственных растений. — Долгушин Д. А. (1958). Особенности стадийного развития озимой пшеницы в условиях осеннего посева. Агробиология, 3. — Лысенко Т. Д. (1952). Превращение неозимующих яровых сортов в зимостойкие озимые. Агробиология, 4. — Никифоров О. А. (1962). Яровизация растений озимой пшеницы при разных условиях температуры и освещения. Агробиология, 1. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Федоров А. К. (1960). Выколашивание озимых растений в условиях относительно высоких температур. Физиология растений, 7, 6.

Полярная опытная станция
Всесоюзного института растениеводства,
Мурманская область.

(Получено 3 I 1963).

[1] Спустя 100 дней после окончания воздействия пониженными температурами.

УДК 531.3 : 531.42 : 58 : 551.455 : 631.553 : (519.3)

Ю. М. Мирошниченко

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ СТЕПНЫХ СЕНОКОСОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТЯХ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

Своеобразные гидротермические условия Монгольской Народной Республики (МНР) — незначительное выпадение осадков весной и приуроченность основного количества их к летнему периоду, очень позднее наступление положительных температур весной и довольно высокая температура летом, суровая малоснежная зима — определяют специфические особенности накопления растительной массы в течение вегетационного периода и ее послевегетационного разрушения; все это подчеркивалось в работах А. А. Юнатова (1950, 1954, 1960) и А. В. Калининой (1954).

Своеобразие хода нарастания растительной массы в степной и горностепной зонах МНР связано с очень поздним наступлением вегетационного периода (обычно в мае, редко в конце апреля); оно выражается в незначительном образовании растительной массы в конце весны и продуцировании основного количества ее в летние месяцы. Иногда, при наличии положительных температур и значительных осадков, очень небольшой прирост биомассы возможен и в первых числах сентября (как это было, например, в 1959 г.) за счет позднелетних видов — полыни холодной, змеевки растопыренной, ковыля волосатика и некоторых видов из разнотравья. Уже с июля—августа начинается разрушение биомассы, интенсивность которого зависит от видового состава растений и погодных условий. Разрушение биомассы в ветошном состоянии продолжается осенью, зимой, весной и в начале лета следующего года. Продуцирование новой зеленой массы начинается только в конце следующей весны.

При изучении сезонной динамики растительной массы в 1958—1961 гг. мы стремились установить период ее максимального накопления для обоснования рациональных сроков сенокошения и определить количество биомассы в разные сезоны в ряде фитоценозов, имеющих большое практическое значение. Эти фитоценозы благодаря достаточной высоте травостоя, значительной урожайности и благоприятным условиям рельефа могут и должны использоваться в качестве степных сенокосов. Для этой цели в горностепной зоне были выбраны тырсово-мятликовая и тырсовая ассоциации, в переходной полосе от горностепной к степной зоне — змеевково-вострецово-мятликовая и в степной зоне — змеевково-житняково-тырсово-вострецовая ассоциация, которые являются основными сенокосопригодными растительными группировками в северной и северо-восточной частях МНР. Эти ассоциации располагаются по широким долинам, межсопочным лощинам и по пологим шлейфам хребтов. В горностепной зоне под изучавшимися ассоциациями почва темнокаштановая легкосуглинистая слабодресвянистая, в переходной полосе — каштановая легкосуглинистая слабодресвянистая мощная, в степной зоне — каштановая супесчаная слабодресвянистая.

Для изучения динамики урожайности растительной массы срезание травостоев проводилось с площадок в 2.5 м² в 3—5 повторностях. Высота срезания растений 3—4 см. После срезания проводился ботанический анализ укосной массы по отдельным видам. В работе везде приводятся данные по урожайности в переводе на центнеры с одного гектара в сухой массе.

В таблице содержатся данные об осадках, характеризующие условия роста и развития растений в годы опытных работ. Для сравнения приводятся многолетние данные.

Динамика осадков (в мм) в районах исследований

Месяцы												В среднем за год в период исследований	Средне-многолетняя норма	Увлажненность года (в % к средне-многолетней норме)
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
Горностепная зона														
6.5	3.3	3.3	1.1	20.4	85.0	72.5	44.5	32.3	8.0	3.9	3.3	284.1	264.4	107
Переходная полоса от горностепной к степной зоне														
0.8	0.0	2.7	21.6	16.6	70.7	72.9	28.4	23.7	2.3	1.5	0.8	242.0	240.0	101
Степная зона														
0.2	0.7	5.4	9.7	24.2	33.2	143.3	60.7	26.2	11.9	0.0	4.2	319.7	232.6	137

Из таблицы видно, что в горностепной зоне и в переходной полосе от горностепной к степной зоне метеорологические условия в годы проведения работ практически равны среднемноголетним (превышение над многолетними данными только на 7 и 1%). В степной зоне осадков было больше на 37%, чем по среднемноголетним данным.

Рассмотрим результаты исследований по отдельным ассоциациям.

Змеевково-вострецово-мятликовая ассоциация

Видовой состав травостоя довольно разнообразный, на 1 аре 30 видов. В ассоциации, изучавшейся в переходной полосе от горностепной зоны к степной, основные виды травостоя имеют следующий процент участия по весу (вычисленный как среднее из веса всех укосов): *Poa botryoides* 31%, *Aneurolepidium pseudoagropyrum* 26%, *Cleistogenes squarrosa* 21%, *Koeleria gracilis* 11%, *Stipa capillata* 5%, *Artemisia frigida* 3%, на разнотравье приходится 3%.

На рис. 1 показан ход накопления растительной массы. При первом срезе 29 V укосная зеленая масса составила 0.6 ц/га или 4% от максимума. 15 VI биомасса уже равнялась 5.2 ц/га или 34% от максимальной, которая образовалась к 1 VIII и составила 15.3 ц/га. Как видно из графика (рис. 1), прирост биомассы характеризуется высоким темпом с начала лета до ее максимального накопления, а также почти одинаковой скоростью его в этот период. Это объясняется как разнообразным видовым составом растительности, так и довольно равномерным (и в то же время значительным) выпадением дождей. В травостое представлены в близких по удельному весу количествах растения с раннелетним ритмом развития (мятлик кистевидный, тонконог тонкий), с летним (острец ложнопырейный, доцтостемон цельнолистный, лук двузубый, лук белоголовый) и с позднелетним ритмом развития (ковыль волосатик, змеевка растопыренная, полынь холодная). В соответствии с таким составом ассоциации в течение вегетационного периода идет последовательная смена одних групп растений, окончивших вегетацию, другими группами, продолжающими вегетацию, что и обусловливает постоянный и высокий темп прироста биомассы.

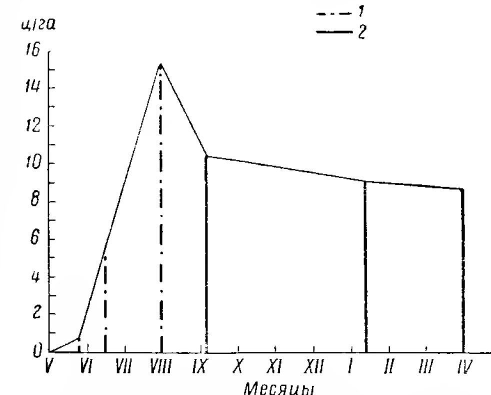


Рис. 1. Динамика биомассы змеевково-вострецово-мятликовой ассоциации.

1 — зеленая растительная масса; *2* — ветошь.

Во время первого среза (29 V) большинство растений находилось в фазе начала кущения—ветвления. Проективное покрытие всех зеленых растений достигало 8% при средней высоте эдификаторов 8—10 см. К середине июня мятлик и тонконог находились в фазе колошения, острец — в фазе начала колошения, а ковыль-волосатик, змеевка и полынь холодная — все еще в состоянии вегетации. К 1 VIII мятлик и тонконог обсеменялись, острец и житняк плодоносили, тырса и змеевка находились в фазе колошения. В этот период общее проективное покрытие травостоя составляло 30%. Высота достигала у мятлика 35 см, у тонконога 30—45 см, у остреца и тырсы высота вегетативных побегов составляла 20—25 см, генеративных 50—70 см, у змеевки 7 см.

После 1 VIII происходит резкое снижение количества биомассы и к 7 IX она равнялась 10.5 ц/га или 69% от максимума. Дальнейшее уменьшение биомассы происходит постепенно и достигает зимой 60%, а весной 57% от летнего максимума. Такой темп разрушения биомассы объясняется наличием в травостое быстро разрушающихся на корню в ветошном состоянии мятлика и тонконога (за счет их разрушения и произошло резкое снижение запасов биомассы после 1 VIII), а также змеевки (разрушение которой приурочено к сентябрю); относительно же большая сохранность биомассы к весне связана с наличием хорошо сохраняющихся остреца и тырсы.

Для предотвращения потерь растительной массы в данной ассоциации сенокошение в средние по метеорологическим условиям годы рекомендуется проводить во второй половине июля.

Тырсово-мятликовая ассоциация

В данной ассоциации, расположенной в горной степи, участие основных видов растений в процентах от общего веса травостоя складывается следующим образом: *Poa botryoides* 41%, *Stipa capillata* 30%, *Cleistogenes squarrosa* 11%, *Koeleria gracilis* 5%, *Aneurolepidium pseudoagropyrum* 5%; на разнотравье приходится 8%. На 1 аре насчитывается 25 видов.

Из графика на рис. 2 видно, что темп прироста в тырсово-мятликовой ассоциации с начала вегетации до 1 VII был высоким, а в период между 1 VII и 24 VII, предшествовавший образованию максимальной массы, резко замедлился. Максимум биомассы

при укосе 24 VII равнялся 17 ц/га. К этому времени мятлик и тонконог уже начали разрушаться, хотя из-за наличия в травостое позднелетних видов (ковыля волосатика, змеевки, полыни холодной) еще происходил общий прирост биомассы; но после 24 VII разрушение травостоя преобладало над его продуцированием, что и привело к резкому уменьшению общей урожайности в августе. Уже к 24 VIII биомасса равнялась 81% от максимума. В апреле следующего года осталось 61% биомассы от летней максимальной.

В тырсово-мятликовой ассоциации резко преобладают рано созревающие мятлик кистевидный и тонконог, у которых к 1 июля оканчивается цветение и начинается плодоношение. Поэтому, в целях сохранения питательной ценности травостоя и получения наилучшего сена, сенокошение надо начинать в конце июня, чтобы успеть закончить его в начале июля.

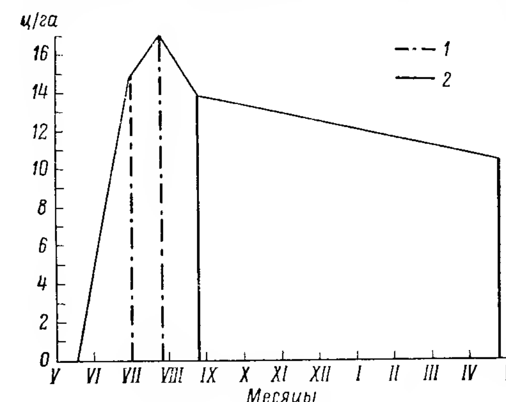


Рис. 2. Динамика биомассы тырсово-мятликовой ассоциации.

1 — зеленая растительная масса; *2* — ветошь.

Тырсовая ассоциация

Видовой состав ассоциаций, изучавшейся в пределах горной степи, довольно разнообразный, на 1 аре насчитывается 32 вида. Основные виды травостоя имеют следующий процент участия по весу: *Stipa capillata* 73%, *Aneurolepidium pseudoagropyrum* 7%, *Artemisia frigida* 6%, *A. adamsii* 5%; на разнотравье приходится 9%. Как видно из данных о процентном участии, в рассматриваемой ассоциации абсолютно преобладает ковыль-волосатик, что не могло не оказать влияния на ход накопления растительной массы (рис. 3). С начала вегетации и до укоса 1 VII скорость прироста биомассы была очень высокой и урожайность стала большой — 10.3 ц/га. Затем темп прироста биомассы снизился, хотя он был все же значительным до самого конца вегетации в конце августа, когда образовалась максимальная масса, составившая 13.5 ц/га. Начинающееся в сентябре разрушение травостоя проходит очень медленно, и весной сохраняется до 84% биомассы (в ветошном состоянии) от максимальной летней. Этот процент сохранности травостоя является наивысшим для нестравленных травостоев среди всех изучавшихся фитоценозов.

За весь вегетационный период прирост биомассы и его темп обусловливались почти одним ковылем-волосатиком. Интересно отметить, что хотя ковыль волосатик является растением с позднелетним циклом развития, продуцирование основной растительной массы — 76%, происходило в начале вегетационного периода до 1 VII, т. е. за первые 35—40 дней. В период с 1 VII по 24 VIII образовалось только 24% растительной массы от максимального ее количества. Объясняется это тем, что в годы наблюдений в июне было значительное количество осадков (85 мм против среднемноголетней нормы в 52.3 мм) и меньшими осадками в августе (соответственно 44.5 мм против 60.4 мм). В условиях, близких по выпадению осадков к среднемноголетней норме, в тырсовой ассоциации к 18 VII нарастало 52—60% биомассы от максимальной. В соответствии с ходом нарастания биомассы сенокошение в тырсовой ассоциации надо проводить в конце июля — начале августа, ни в коем случае не затягивая его до фазы плодоношения, когда травостой становится очень грубым.

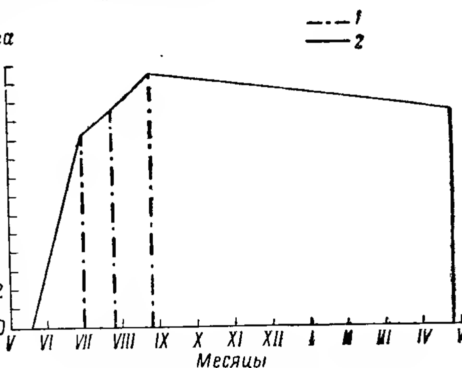


Рис. 3. Динамика биомассы тырсовой ассоциации.

1 — зеленая растительная масса; *2* — ветошь.

Житняково-змеевково-тырсово-вострецовая ассоциация

Динамика накопления растительной массы в данной ассоциации, характерной для степей северо-востока МНР, изучалась нами совместно с И. И. Гранитовым в июле — августе 1958 г. близ г. Ундур-Хан.

Основные виды в травостое имеют следующий процент участия по весу: *Aneurolepidium pseudoagropyrum* 26%, *Stipa capillata* 19%, *Cleistogenes squarrosa* 17%, *Agropyrum cristatum* 17%, *Poa botryoides* 6%, *Artemisia frigida* 5%; на разнотравье приходится 10%. Видовой состав рассматриваемого травостоя обеднен, на 1 аре насчитывается 20 видов.

На рис. 4 представлены данные о динамике урожайности, из которых видно, что в процессе роста растений происходит изменение количества растительной массы, различное у разных видов. Продуцирование всей надземной биомассы травостоя происходило в течение изучавшегося периода с 18 VII по 26 VIII, причем темп ее прироста был значительным до 1 VIII, а затем он снизился. 26 VIII зафиксирована максимальная масса, после чего началось ее уменьшение. Анализ биомассы по видам показал, что виды с раннелетним (мятлик кистевидный) и летним ритмом развития (вострец ложнопырейный, житняк гребенчатый) наращивали растительную массу только до 1 VIII, а затем происходило их разрушение (рис. 4 и 5). Виды с позднелетним ритмом развития (змеевка растопыренная, полынь холодная, ковыль-волосатик, прутняк простертый и виды разнотравья) продолжали наращивать растительную массу вплоть до 26 VIII. Таким образом, в фитоценозе у разных его компонентов выявляется неодинаковый ход накопления и разрушения биомассы, обусловливаемый наличием в травостое растений с различным ритмом развития. Как видно из графиков (рис. 4 и 5), в определенную 26 VIII максимальную массу не вошла часть разрушившейся биомассы раннелетних и летних видов. Из этого следует, что максимальная биомасса меньше полной продуктивности травостоя, на что было обращено внимание в работе В. Б. Сочавы, В. В. Липатовой и А. А. Горшковой (1962).

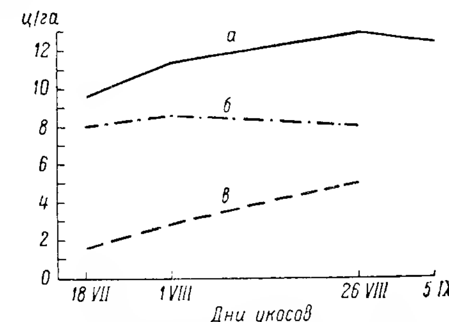


Рис. 4. Динамика биомассы житняково-змеевково-тырсово-вострецовой ассоциации.

а — биомасса всего травостоя; *б* — биомасса востреца ложнопырейного, ковыля-волосатика, житняка гребенчатого и мятлика кистевидного; *в* — биомасса растений, не образующих сенокосную массу (змеевка растопыренная, полынь холодная и разнотравье).

В связи с неравномерным нарастанием биомассы возникает вопрос, какие сроки являются рациональными для сенокошения в северной части МНР на степных сенокосах. Следует отметить, что при использовании травостоев описанных ассоциаций в сенокосную массу попадают наиболее высокие растения — ковыль-волосатик, вострец, житняк, мятлик. Все же остальные растения из-за небольшой высоты в укосную массу почти не попадают. В соответствии с этим вся масса травостоя была подразделена на 2 подгруппы. Ход накопления растительной массы в первой подгруппе (куда вошли ковыль-волосатик, вострец, житняк и мятлик) характеризовался образованием наибольшей биомассы к 18 VII и дальнейшим незначительным приростом до 1 VIII, после чего началось разрушение травостоя этой подгруппы (рис. 4).

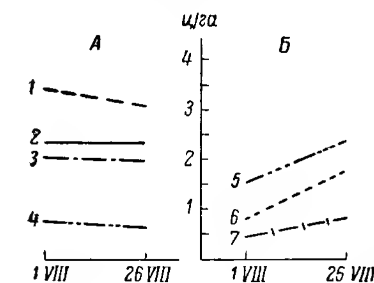


Рис. 5. Динамика биомассы главных растений житняково-змеевково-тырсово-вострецовой ассоциации.

А — растения, образующие сенокосную массу: *1* — вострец ложнопырейный; *2* — ковыль волосатик (тырса); *3* — житняк гребенчатый; *4* — мятлик кистевидный. *Б* — низкорослые растения, не входящие в сенокосную массу: *5* — змеевка растопыренная; *6* — разнотравье; *7* — полынь холодная.

Во второй подгруппе темп прироста биомассы был все время высоким. Укосная масса второй подгруппы со змеевкой, полынью холодной и разнотравьем с 18 VII по 26 VIII значительно увеличилась.

Если принять общую биомассу обеих подгрупп за 100%, то участие по весу первой подгруппы на 18 VII составляло 83%, на 1 VIII — 75%, на 26 VIII — 62%, следовательно, произошло сильное снижение участия растений этой подгруппы в травостое. Участие второй подгруппы соответственно равнялось 17, 25 и 38%, т. е. все время возрастало.

Снижение веса растений первой подгруппы (кроме ковыля волосатика) после 1 VIII из-за прекращения их роста и начавшегося разрушения и определяет сроки сенокошения в данном фитоценозе, которые приходятся на вторую половину июля.

Заключение

Изучение сезонного хода накопления и разрушения растительной массы в степных фитоценозах МНР показало, что летом здесь образуются большие запасы биомассы, однако, вследствие небольшого поголовья скота, они остаются неиспользованными и в послевегетационный период, в течение осени, зимы и весны, бесполезно разрушаются. Вместе с сильным снижением количества биомассы резко уменьшается ее питательность. По данным Юнатова (1954) и Калининой (1954), в степных фитоценозах МНР снижение содержания протеина начинается с середины лета. Зимой и весной питательная ценность травостоя в зависимости от видового состава и погодных условий уменьшается в 3—7 раз. Суровые зимы создают затруднения в пользовании пастбищами и из-за глубокого снега становится невозможным выпас. К весне скот

сильно тощает и частично гибнет от голода и холода. У истощенного скота наблюдаются постоянная большая яловость и гибель молодняка.

В качестве одного из мероприятий для предотвращения огромных потерь летних запасов растительной массы, сохранения ее питательной ценности и в конечном счете для преодоления трудностей в зимне-весенний период (являющийся критическим в содержании скота) можно рекомендовать повсеместное сенокошение травостоев, пригодных для этой цели по высоте, густоте и рельефу. Таковыми и являются изучавшиеся нами фитоценозы. В настоящее время выкашиваются лишь только крайне незначительные площади. К тому же косят очень поздно — в августе; обычно сенокошение затягивается до середины—конца сентября, когда в растениях остается мало питательных веществ. Главной причиной позднего сенокошения является твердо укоренившееся, но неправильное представление местных работников о том, что позднее сенокошение якобы дает больше корма.

В действительности, как показало изучение, образование максимальной растительной массы травостоев с высокой питательной ценностью, пригодных к сенокошению, приурочено к периоду цветения.

Вследствие того, что фитоценозы составляют растения или группы растений с разными циклами развития (раннелетние, летние и позднелетние), нарастание их биомассы происходит неравномерно. Дожидаясь незначительного прироста трав в позднелетний период за счет растений позднелетнего цикла развития, хозяйства сильно проигрывают на качестве сена, так как растения раннелетнего и летнего циклов развития (составляющие в большинстве фитоценозов преобладающую массу), пройдя фазу плодоношения, начинают разрушаться. Плодоношение злаков связано с сильным развитием очень грубых колосковых чешуй, которые не только сами не питательны, но и ухудшают поедаемость перестойного травостоя. Поэтому необходимо знание сроков прохождения растениями основных фаз развития, что позволит проводить своевременное сенокошение.

У раннелетних видов (мятлик кистевидный, тонконог тонкий) цветение приурочено обычно ко второй половине июня, а плодоношение — к концу июня—началу июля. У летних видов (острец ложнопырейный, житняк гребенчатый) цветение приходится на конец—первую половину июля, плодоношение—на середину — вторую половину июля. У позднелетних видов (ковыль волосатик) цветение приурочено к концу июля—первой половине августа, плодоношение — к середине—концу августа. В зависимости от погодных условий сроки наступления цветения и плодоношения несколько передвигаются в ту или иную сторону. Следует отметить, что сроки прохождения фенофаз у одних и тех же видов в более северных районах и на более высоких отметках над уровнем моря задерживаются на 10—20 дней по сравнению с более южными районами или с пониженными долинами, что нужно учитывать при подготовке к сенокошению.

По-видимому, машиносенокосным станциям и хозяйствам необходимо предусматривать переброску косилок и тракторов в пределах степной и горностепной зон из более северных районов в южные и в обратном направлении по мере созревания травостоев (в целях рационального использования техники). Степные травостои следует косить не сплошь, а чередовать скошенные полосы шириной в 10—12 м с нескошенными полосами в 0.5—1 м. Нескошенные полосы будут служить источником обсеменения скашиваемых сенокосных участков. Этот способ улучшения травостоя сенокосов очень простой и не требует никаких дополнительных денежных затрат.

Значительные площади степных сенокосов не используются местными хозяйствами, да и не могут использоваться полностью из-за того, что территории здесь огромные. Поэтому в районах расположения степных сенокосов целесообразно организовать сеть машиносенокосных станций, с помощью которых надо заготавливать сено для южных гобийских аймаков, не имеющих своих сенокосов.

Растительный покров и характер накопления и разрушения растительной массы в северной части МНР и в смежных районах Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область) очень сходны (Юнатов, 1950, 1954; Рещиков, 1958). Сходство проявляется, к сожалению, и в неполном рациональном использовании травостоя. Поэтому рекомендации по использованию травостоев на севере МНР могут быть распространены и на смежные районы Советского Забайкалья.

Литература

Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. Комисс. АН СССР, 60. — Рещиков М. А. (1958). Краткий очерк растительности Бурят-Монгольской АССР. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 4. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. Комисс., 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. Тр. Монгольск. Комисс., 56. — Юнатов А. А. (1960). О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцзян-Уйгурского автономного района. В кн.: Природные условия Синьцзяна.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 V 1963).

УДК 582.382 : 552.57

М. В. Ошуркова

О НАХОЖДЕНИИ СПОРОНОШЕНИЙ ЛЕПИДОДЕНДРОНОВЫХ В КАМЕННОУГОЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАРАГАНДЫ

С 1 таблицей рисунков

При изучении ископаемых растительных остатков из отложений Тентекского месторождения Карагандинского каменноугольного бассейна было обнаружено большое количество отпечатков фрагментов спороношений лепидодендроновых. Чаще всего найденные спорофиллоиды представляли собой вмятые сбоку отпечатки, так что спорангиеносная часть сохраняла перпендикулярное положение по отношению к оси шишки. Спорофиллоиды в таком положении трудно различить в образцах и поэтому их обычно не замечают. Из-за фрагментарности встреченных остатков мы не можем достоверно установить величину и форму шишки и точно определить их принадлежность к какому-либо представителю лепидодендроновых.

В одном из образцов на хорошо сохранившихся отпечатках спорофиллоидов были различимы мегаспоры. Положение последних в спорангиях, их размеры, форма и другие признаки, а также строение самих спорофиллоидов позволили определить найденные отпечатки как *Lepidostrobus bohdanowiczii* Bochen. и показать их отличия от сходных образований, известных в литературе как *Lepidostrobus major* Brongn.

Lepidostrobus bohdanowiczii Bochen.

Таблица, *2, 4*

Lepidostrobus bohdanowiczii Bochenski, 1936 : 211—214, табл. III, фиг. 13—22 табл. V, фиг. 34—37.

Лектотип происходит из среднекарбоновых отложений Польши (Bochenski 1936). Автор не указывает, какая из приведенных им фотографий иллюстрирует голотип; поэтому в качестве лектотипа нами выбран отпечаток, изображенный в его работе на табл. III, фиг. 18.

Диагноз. Спорофиллоиды представлены двумя формами сохранения: плоско растянутые или вдавленные сбоку. Длиной спорофиллоиды от 14 до 32 мм, шириной от 5 до 11 мм; подпорка, несущая спорангий, и листовидная пластинка почти одинаковой длины, только у мелких спорофиллоидов это соотношение меняется в пользу подпорки. Наибольшая ширина спорофиллоида наблюдается в месте соединения листовидной пластинки с подпоркой. Толщина пластинки не больше 1.5 мм. Вдоль листовидной пластинки тянется срединный нерв. Поверхность ее слегка волосистая, а края покрыты ресничками длиной 50 μ. Несущая спорангий часть спорофиллоида с нижней стороны несколько удлиненная и просовывается между нижележащими спорангиями (таблица, *1*).

Спорангии расположены на верхней стороне несущей части спорофиллоида. В вертикальном продольном сечении они имеют форму трапеции, в горизонтальном — удлиненнояйцеобразную форму. Спорангии длиной 7—14 мм, высотой 3—4.5 мм. В верхней части спорангии слегка сглажены и обладают ясно выраженным краем, который, возможно, обусловлен плотным прилеганием спорангиев и вышележащих спорофиллоидов внутри шишки.

В мегаспорангии развивается тетрада спор, состоящая из одной крупной фертильной мегаспоры и трех недоразвитых абортивных. Крупная мегаспора удлиненной формы длиной 3—11.5 мм и высотой 1.6—5.7 мм. Она не прикреплена к стенке спорангия, лежит свободно внутри него, а три недоразвитых споры расположены у ее конца, обращенного к оси шишки.

У полюса мегаспор имеется характерный трехлопастной вырост (который обычно скорее шире, чем выше), он не дает возможности рассмотреть плоскость контакта спор и трехлучевой тетрадный рубец. Споровая оболочка своеобразно волокнистая. Абортивные споры значительно меньших размеров, от округлотреугольных до округлых очертаний.

Описание. В нашей коллекции имеется 31 образец; многие из них содержат по нескольку отпечатков *Lepidostrobus bohdanowiczii* Bochen. Большинство отпечатков представляют вдавленные сбоку спорофиллоиды и лишь единичные — плоско растянутые, причем последние всегда худшей сохранности. Однако Бохенский (Bochenski, 1936), впервые описавший этот вид, указывал, что для *L. bohdanowiczii* Bochen. более обычны плоско растянутые спорофиллоиды, в то время как у *L. major* Brongn. они чаще вдавлены сбоку. По-видимому, положение отпечатков спорофиллоидов не является признаком, отличающим указанные виды, и связано со случайностями захоронения растительных остатков.

Больший интерес представляет тот факт, что найденные нами отпечатки встречаются, как правило, в виде одного или максимум двух спорофиллоидов, расположенных друг над другом и прикрепленных к участку оси. Возможно, это связано со

способом их рассеивания, который мог быть сходным с распадением шишки у современных пихт. Лишь в одном образце был обнаружен отпечаток, состоящий из 4 спорофиллоидов, расположенных по одной стороне оси. Размеры найденных спорофиллоидов варьируют от 10.8 до 18.0 мм общей длины спорангиеносной части и листовидной пластинки. Последняя почти всегда наблюдалась неполностью, поэтому можно лишь предполагать, что длина ее приблизительно равна или несколько больше, чем длина спорангиеносной части. Зато всегда хорошо различимо удлинение подпорки снизу с образованием нависающего выступа в месте перехода в листовидную пластинку.

Спорангии длиной 5—9 мм и высотой 3—5 мм расположены на верхней стороне подпорки, по всей своей длине сросшиеся с ней. Они удлиненноовальной формы с четко выраженным контуром верхней стенки, толщина которой от 0.8 до 1.2 мм.

В одном из образцов сохранившиеся спорофиллоиды содержали тетрады мегаспор, а некоторые только одну более крупную мегаспору (таблица, *2*). Положение мегаспор в спорангии аналогично тому, как было указано Бохенским для данного вида. Фертильные мегаспоры обычно сплющены перпендикулярно полярной оси и имеют яйцевидные очертания. Размеры полярной оси колеблются от 3.25 до 3.50 мм, а размер экваториального диаметра равен 2.2 мм. Щель разверзания трехлучевая, лучи щели короткие и не всегда различимы из-за наличия трехлопастного выроста на верхушке спор. Нам удалось отпрепарировать одну крупную фертильную мегаспору (таблица, *3*). Подобные крупные мегаспоры, находимые в изолированном состоянии, были описаны как *Cystosporites varius* (Wicher) Dijkst.

Абортивные мегаспоры обычно мелкие, сплющены перпендикулярно экватору, треугольно-округлых очертаний, размером от 0.35 до 0.45 мм. Так же как у фертильных экземпляров имеется трехлопастной вырост, около которого оболочка спор сильно сморщена. Поверхность крупных и мелких мегаспор тонкозернистая. В отраженном свете мегаспоры черного цвета.

В продуктах мацерации некоторых образцов из соответствующих отложений были найдены обрывки размацерированной споровой оболочки волокнистого строения (таблица, *5*). Эти обрывки могли принадлежать описываемым фертильным экземплярам мегаспор, для которых характерно подобное строение споровой оболочки и которые были разрушены при дроблении образцов для целей спорово-пыльцевого анализа.

Сравнение. Спорофиллоиды *Lepidostrobus bohdanowiczii* Bochen., найденные в Польше и в Караганде, очень сходны с отпечатками *L. major* Brongn. Последние отличаются лишь своими большими размерами и тем, что у них листовидная пластинка от 3.5 до 5 раз длиннее, чем несущая спорангий часть, тогда как у *L. bohdanowiczii* Bochen. их размеры почти одинаковы. Однако точно определить принадлежность спорофиллоидов к этим видам можно лишь по сохранившимся в них спорам. *L. bohwanowiczii* Bochen. имеет свободно лежащую в спорангии фертильную мегаспору и три абортивных, расположенных у ее конца, обращенного к оси шишки. У *L. major* Brongn. фертильная мегаспора своей дистальной стороной прикреплена посредством черешка к стенке спорангия, а три абортивные мегаспоры расположены у противоположного конца, обращенного к листовидной пластинке.

Отдельные изолированные мегаспоры этих видов также различаются; у *L. major* Brongn. они более крупные, на верхушке не имеют трехлопастного выроста, площадь ареи четко ограничена дугами контакта мегаспор в тетраде, у них хорошо различима трехлучевая щель разверзания с очень короткими лучами по сравнению с общим размером спор.

Геологический возраст и распространение. Спорофиллоиды *L. bohdanowiczii* Bochen. известны из среднекарбоновых отложений Польши.

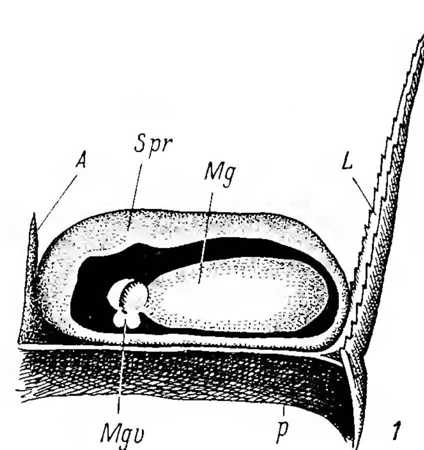
Местонахождение. Карагандинский бассейн, Тентекское месторождение; долинская свита: скв. 2280, глубина 349.0 м, 342.0 м, 341.0 м; скв. 2275, глубина 582.5 м, 204.5 м; скв. 1841, глубина 280.0—285.3 м; скв. 1906, глубина 331.0—334.0 м; скв. 1907, глубина 63.2—65.3 м, 56.6—63.2 м; скв. 1897, глубина 448.2—450.2 м; скв. 1901, глубина 494.4—498.6 м; скв. 1892, глубина 593.4—593.6 м, 592.5—594.4 м, 590.0—594.5 м, 589.0—591.5 м, 582.6—584.0 м, 581.6—583.0 м; скв. 1899, глубина 497.2—501.2 м, 426.0—428.1 м, 325.7—329.8 м; тентекская свита: скв. 1778, глубина 278, 5м; скв. 1925, глубина 88.7—90.1 м; скв. 1899, глубина 146.3—148.3 м, 118.1—120.3 м; скв. 1903, глубина 531.5—533.0 м; скв. 1910, глубина 4'2.8—417.0 м; скв. 1921, глубина 401.0—402.0 м, 360.0 м; скв. 1891, глубина 499.9—501.2 м, 497.5—497.8 м, 301.2—304.2 м.

Отпечатки *Lepidostrobus bohdanowiczii* Bochen. из каменноугольных отложений Карагандинского бассейна описываются впервые. Нахождение их в долинской и нижней части тентекской свит среднекарбонового возраста соответствует распространению данного вида в продуктивном карбоне Польши.

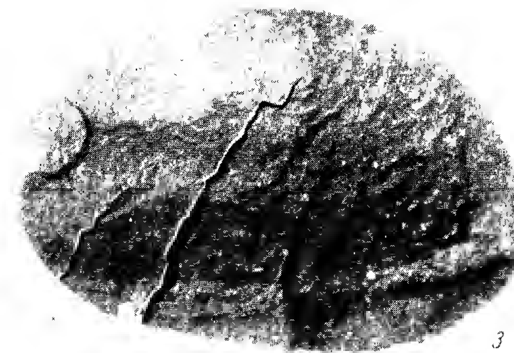
Спорофиллоиды *L. bohdanowiczii* Bochen. обычно отмечались совместно с отпечатками участков коры и молодых облиственных веточек лепидодендронов. Однако говорить о принадлежности их к определенному виду на основании имеющегося у нас материала невозможно.

Изучение спор, содержащихся в спорангиях, которые сохранились на спорофиллоидах, представляет большую ценность при последующих определениях изолированных ископаемых мега- и микроспор.

Описание найденных спорофиллоидов позволит при последующих исследованиях обратить большее внимание на наличие подобных отпечатков (часто очень трудно различимых в породах).











Lepidostrobus bohdanowiczii Bochen.

1 — схематическое изображение: *A* — ось шишки, *P* — спорангиеносная часть, *L* — листовидная пластинка, *Spr* — спорангий, *Mg* — фертильная мегаспора, *Mgv* — абортивные споры (по Bochenski, 1936); *2* — мезаспорангий с сохранившейся фертильной мегаспорой. Карагандийский бассейн, Тентекское месторождение, скв. 1899, глубина 118.1—120.3 м, тентекская свита. (Увел. 7); *3* — фертильная мегаспора, отпрепарированная из спорангия, изображенного на фиг. 2. (Увел. 25); *4* — спорофиллоид, Карагандинский бассейн, Тентекское месторождение, скв. 2280, глубина 349.0 м, долинская свита. (Увел. 3); *5* — размацерированная оболочка фертильной мегаспоры. Карагандинский бассейн, Тентекское месторождение, скв. 2280, глубина 265.1 м, долинская свита. (Увел. 240).

Литература

Bochenski T. (1936). Über Sporophyllstände (Blüten) einiger Lepidophyten aus dem produktiven Karbon Polens. Ann. Soc. Geol. Pologne, 12 : 193—240.

Лаборатория геологии угля, Ленинград.

(Получено 25 VII 1962).

УДК 66.022.3 : 001.

Л. В. Климентов

О СОДЕРЖАНИИ ПОНЯТИЯ «ПЛАВНИ»

В специальной, главным образом ботанической, литературе, а также в энциклопедических словарях, неоднократно приводились определения понятия «плавни», частью различные по своему содержанию.

А. Ф. Флеров (1930) писал: «Понятие „плавни" настолько неопределенное и растяжимое, что даже места, где и нет уже болотной растительности, все же у местного населения иногда носят название „плавни"». Но не только местное население приплавневых районов иногда имеет неточное представление о природе плавней; у некоторых специалистов в их определениях ботанико-географического понятия «плавни» часто наблюдается недостаточная четкость и ясность; иногда же их трактовка понятия «плавни» весьма сомнительна. Иллюстрируем это примерами. По В. С. Богдану и Б. А. Шумакову (1925) «Плавнями называются ежегодно затопляемые полыми водами и паводками заболоченные пространства в долинах рек». Флеров (1930) пишет: «Плавни в смысле географическом — длительно заливаемые и заливавшиеся участки дельты». И. В. Самойлов (1952) указывает, что «Плавни это пониженные пространства, затопляемые на большую часть года полыми водами рек». И. К. Пачоский (1914) пишет: «Широкая долина Днепра. . . заливается весенними водами и носит название плавен. Кроме островов, в плавнях находим массу озер, из которых наиболее крупные носят название лиманов». По энциклопедическому словарю (1954): «Плавни, заболоченные поймы рек, главным образом в низовьях (например, Днепра, Днестра, Кубани и др.). В более узком смысле плавнями называют дельты некоторых рек, в которых участки низменной наносной суши чередуются с болотами и озерами». В приведенных здесь определениях понятия «плавни» ничего не сказано о их растительности. Между тем от характера ее в основном зависят и внешние черты ландшафта пойм с плавнями. К приведенным определениям могут подходить и части пойм, расположенных в различных зонах СССР и совсем лишенных плавней.

Совершенно не упоминается растительность и в определении плавней в первом издании Большой Советской Энциклопедии (1940). Здесь написано: «Плавни, заболоченные разливами паводковых вод поймы южных рек СССР (Днепр, Днестр, Дон, Кубань и др.). . . В более узком смысле плавнями называют лишь сильно расширенные части речных долин указанных рек при их устьях». По поводу этих определений нужно заметить, что длительной заболоченностью в результате периодических затоплений отличаются лишь части пойм южных рек СССР с приуроченными к ним плавнями, но не все их поймы. В последнем определении, кроме того, не отмечены важные для существования плавней половодья. Не уточнено также, что в данном случае имеют в виду лишь сильно расширенные участки пойм частей долин при устьях южных рек, а не вообще расширенные приустьевые части долин, в состав которых входят не только поймы, но и долинные склоны, достигающие здесь десятков метров высоты.

Согласно второму изданию Большой Советской Энциклопедии (1955), «Плавни — заболоченные или частично покрытые влаголюбивой травянистой растительностью (главным образом тростником, камышом, рогозом) поймы низовий южных рек европейской части СССР (Днепра, Днестра, Дона, Кубани и др.)». «Иногда плавнями называют сильно расширенные участки долин в нижнем течении рек, занятые лугами и древесной растительностью». В этом определении слова «или» и «европейской» лишают его четкости. Предкавказье, как и вообще Кавказ, а вместе с ним и Кубань, обычно относятся не к Европе, а к Азии; кроме того, нет достаточных оснований не относить к вариантам плавней также и части обширных зарослей тростника и прочих гелофитов в низовьях некоторых более значительных рек Средней Азии. Упоминаемые расширенные участки долин в нижнем течении рек, как было уже отмечено, включают, кроме участков пойм, и высокие склоны долин с ксерофильной на юге растительностью, совершенно чуждой не только плавням, но и внеплавневым частям пойм. Кроме того, здесь отсутствует оговорка, что имеются в виду расширенные в нижнем течении участки только южных долин, а не долин вообще.

Согласно 3-му изданию Малой Советской Энциклопедии (1959), «Плавни — заболоченные, покрытые тростником, камышом и рогозом поймы низовий южных рек европейской части СССР (Днепр, Днестр, Дон, Кубань и др.)». В этом определении плавней вставкой «и» перед словом «рогоз» сильно обедняется флористический состав плавней: кроме того, участки плавней в поймах долин некоторых из указанных рек встречаются и выше их низовий.

В Энциклопедическом словаре Брокгауза и Ефрон (1898) написано: «Плавни — болотистые берега низовьев Днепра, Днестра и Дуная, густо поросшие камышом и кустарником», а согласно Большой Энциклопедии (1903) «Плавни, болотистые разливы в долинах низовьев Днепра, Днестра и Дуная и их притоков; большею частью поросли тростником, камышом, ивняком и другими кустарниками». В обоих определениях почему-то упомянуты только три реки и чрезмерно преувеличена роль кустарников, занимающих в собственно плавнях весьма скромное место.

В некоторых определениях плавни причисляются к болотам. Так, например, по Флерову (1930) плавни это «дельтовые болота» или «плавневые болота (собственно плавни)». По И. С. Косенко (1923), «Плавни есть плоские или вогнутые пространства, находящиеся в условиях более или менее постоянного избыточного увлажнения и сплошь покрытые болотной травяной растительностью». А. П. Ильинский (1937) пишет: «В низовьях южных рек (Дуная, Ю. Буга, Днепра, Дона, Кубани и др.) развиты пойменные болота, носящие название „плавни"». Относительно этих и сходных с ними определений плавней можно заметить, что к ним могут подходить и части пойм с болотной, но не плавневого характера растительностью. Причисление плавней только к болотам в значительной мере спорно. А. П. Шенников (1938), Ю. Д. Цинзерлинг (1938) и некоторые другие ботаники относят плавни не к болотам, а к лугам, к чему имеется больше оснований.

В ряде описаний и определений плавней в их состав включается также древесная и травяная растительность, растущая на повышенных частях пойм с плавнями (например, на грядах), а также озера и речки, большие и малые. Так, например, по С. Бартосевичу (1907), «Днестровские плавни представляют из себя обширную, водоемную, низменную, заросшую камышом болотистую долину Днестра, испещренную зарослями древесной и лужайками травянистой растительности, причудливо изрезанную в разных направлениях множеством мелких протоков, ериков, гирл, замкнутых заливов (внутренних лиманов), озер и речек». Подобного же взгляда на плавни придерживается и Пачоский.

В Большой Советской Энциклопедии (1955) древесная растительность также включена в состав плавней. На рисунках, иллюстрирующих некоторые статьи о плавнях, прежде всего выделяются озера и многолетняя древесная растительность.

Часть из отмеченных выше замечаний относится и к определению плавней в словаре-справочнике Ф. Н. Милькова (1960). Там сказано: «Плавни — длительно заливаемые в половодье поймы южных рек, покрытые водно-болотной и болотно-луговой растительностью». Здесь не отмечены характерные для плавней паводки.

Пачоский (1927), касаясь части поймы Нижнего Днестра, расположенной между Тирасполем и Дубоссарами и названной им и Бартосевичем Верхними плавнями, писал: «Верхние плавни характеризуются тем, что на их протяжении сам Днестр течет одним руслом, а заливные места значительно приподняты над рекою, вследствие чего заливаются больше всего частично и не надолго. Эти места лесисты (много древесных пород). Камышовых низин и озер почти нет». В связи с вышеприведенным естественно может возникнуть вопрос: правильно ли называть плавневыми пойменные участки, лесистые и почти лишенные камышовых низин?

Разновременные наблюдения, произведенные нами в плавнях Украины, а частью и за ее пределами, привели нас к выводу, что части пойм с плавнями представляют собой довольно сложный комплекс настоящих или собственно плавней с внеплавневыми и переходными к ним пойменными частями, обычно без достаточных к тому оснований включаемыми в состав плавней.

Ближе к устьям рек и лиманам (Днестровскому, Бугскому, Днепровскому) участки собственно плавней чередуются главным образом с переходными к ним частями пойм, по мере же удаления от устьев рек и лиманов они все чаще чередуются с внеплавневыми пойменными участками.

Как собственно плавни, так и внеплавневые и переходные к ним части пойм приурочены к определенным геоморфологическим элементам; из них в приустьевых частях южных пойм с плавнями основными являются приречные и приозерные валообразные повышения — гряды и мелкие, но нередко обширные понижения — своеобразные котловины. Эти понижения представляют собой плоские участки пойм, огражденные присклонными более повышенными частями их и невысокими грядами, лишь очень слабо приподнятыми над этими в общем ровными пойменными участками.

В периоды половодий и паводков, а местами и во время сильных ветровых нагонов со стороны моря, лиманов и прочих водоемов, эти плоские понижения затопляются или пополняются новыми массами воды. Эта вода, длительно застаивающаяся в понижениях, образует тут более или менее обширные, но очень мелкие, своеобразные водоемы, уровень которых к осени и между паводками обычно более или менее понижается. Котловины неглубокие и небольшие или же более или менее дренируемые ериками, нередко к осени или между паводками обсыхают, но и в это время грунтовая вода обычно находится вблизи от их дна или ее уровень совпадает с ним.

Такое обилие влаги очень благоприятствует совместному произрастанию масс тростника, рогоза, камыша (или куги — виды *Scirpus*), осок и других высокостебельных корневищных и прочих плавневых растений. Каждое такое понижение поймы, более или менее затопленное, с зарослями преимущественно отмеченных выше корневищных гелофитов и представляет собой собственно настоящую плавню. Совокупность всех отдельных плавней объединяется общим словом «плавни» (днестровские, днепровские, донские и пр.).

Благодаря поемности, а в последнее время местами и вследствие воздействия антропогенных факторов, настоящие плавни безлесны или почти лишены древесной растительности.

Замечательная особенность растительности собственно плавней — образование господствующих в них зарослей почти исключительно длиннокорневищными гелофитами — плавнеобразователями. Весьма длительной жизнедеятельности этих растений обязан своим происхождением мощный (местами свыше 1 м) наземный, более или менее иловато-торфянистый слой, не развитый на грядах; это как бы своеобразная, свойственная настоящим плавням, дернина. Слой ее пронизан массой переплетающихся между собой живых и мертвых корневищ плавневых гелофитов, а отчасти и корнями их немногих (по количеству видов) спутников. Эта дернина стойко противостоит разрушительному воздействию водных потоков в поймах даже во время больших половодий и паводков. В некоторых местах эта плотная дернина может образовывать своеобразный, характерный для наиболее типичных участков плавней, плавучий тростник или плавы, встречающиеся, однако, не во всех плавнях.

В противоположность более высоким грядам, растительность собственно плавней отличается сильно обедненным флористическим составом. Количество корневищных видов, образующих основные плавневые заросли, очень невелико. Так, например, в образовании господствующих высокотравных ассоциаций зарослей украинских плавней в большинстве случаев принимают участие главным образом тростник (самый распространенный плавнеобразователь), местами виды рогоза, куги (камыша) и осок. Прочие травянистые растения здесь играют обычно лишь подчиненную роль, а часто только вкраплены в плавни. Такие, в основном коротко корневищные растения плавней, как ежеголовник, сусак, частуха, ирис, аир, стрелолист (дающий пазушные побеги), манник, чаще представлены бо́льшими массами на сильно обмелевших и полузапленных участках водоемов, на зачаточных заболоченных грядах и по окраинам плавней. В сравнении с поймами лесной зоны, мхи в современных приустьевых плавнях, если местами и имеются, то лишь в очень ограниченном количестве.

Собственно плавни представляют собой своеобразный, длительно формировавшийся ландшафт, свойственный поймам низовий более крупных рек юга СССР. Они имеют вид более или менее обширных безлесных или почти лишенных древесной растительности топких зарослей высокостебельных корневищных и других растений, преимущественно тростника, затем рогоза, камышей, осок и прочих влаголюбов. Их росту благоприятствует избыточное увлажнение, обусловленное периодическими затоплениями пониженных частей пойм, и длительным застаиванием в них воды (вода поступает сюда во время половодий, паводков и ветровых нагонов из морских лиманов и других водоемов); имеет значение также высокое стояние грунтовых вод.[1]

Несмотря на то что тростник является основным растением, господствующим в собственно плавнях, при установлении их границ не всегда можно исходить только из распространения его зарослей. Тростник в значительных количествах может расти и вне собственно плавней, например на внешне сухих частях склонов долин, на присклонных участках плато и пойм, не заливаемых в разливы, на дне балок, на поверхности обычно обсохших, или на более высоких пойменных грядах, включая и некоторые их участки с твердыми породами. При установлении границ собственно плавней нужно принимать во внимание и другие их признаки, как например совместное произрастание с тростником таких типичных корневищных плавнеобразователей, как рогоз, куга (или камыш), ежеголовник и некоторые другие гелофиты.

Возвышенные участки пойм (например, гряды) с естественно растущими твердыми породами (дубом, вязом, берестом) представляют собой внеплавневые их части. Места пойм с естественным произрастанием одних только верб являются участками переходными к собственно плавням. В местах промежуточных между переходными и внеплавневыми участками, как и на внеплавневых территориях, растут также белый тополь и осокорь.

Естественно безлесные настоящие или собственно плавни явно отличаются по своим природным особенностям (характеру рельефа, степени увлажнения, почвам, растительности, животному миру и пр.) от частей пойм (гряд), покрытых древесной растительностью (твердыми породами). Поэтому нельзя называть грядовые лесонасаждения плавневыми, как это часто делают, а их следует именовать пойменными. Включение этих частей гряд в состав плавней недопустимо, так как им свойственны чуждые для плавней виды растений, животных, почв и некоторые другие признаки гряд.

В прошлом площади, занятые плавнями, были значительно обширнее, чем теперь, они были более обводнены, менее заилены, гряды были ниже. По мере заиления и обмеления плавней и роста гряд, древесная растительность вышележащих внеплавневых частей пойм вклинивалась по грядам на территории плавней; при этом дальше всего проникали вербы (виды *Salix*) и меньше твердые породы.

Наиболее заметно деградация плавней и сокращение их площадей происходит в местах, наиболее удаленных от устьев рек и лиманов. Наоборот, на границе с лиманами (Днепровским, Бугским, Днестровским и пр.) и пойменными озерами наблюдается постепенное увеличение площадей плавней за счет этих водоемов. Переходная полоса между плавнями и внеплавневыми частями лиманов и прочих водоемов распо-

[1] Настоящих плавней в буквальном смысле этого слова в настоящее время уже нет; все они значительно изменены прямым или косвенным длительным воздействием человека.

лагается между линией (вернее узкой полосой), проходящей через отдельные группы гелофитов (например, куги), наиболее выдвинутые в лиманы и пойменные озера, и линией, ограничивающей окраины плавневых зарослей (с обычной для этих мест средней густотой их травостоя). Озера, представляющие собой лишь включения в плавни, по мере их заиления и обмеления, заполняясь плавневой растительностью, подобно окраинам лиманов постепенно превращаются в плавни.

Настоящие или собственно плавни, представляющие ценность для народного хозяйства, в приустьевых частях пойм, в долинах южных рек СССР (Дуная, Днестра, Буга, Днепра, Дона, Кубани, Волги, некоторых рек Средней Азии) и в настоящее время занимают площади, исчисляемые десятками квадратных километров.

Литература

Бартосевич С. (1907). О Днестровских плавнях и их народнохозяйственном значении. Зап. Общ. сельск. хоз. Южн. России, 7—8, 9. — Богдан В. С. и Б. А. Шумаков. (1925). Закубанские плавни в почвенно-ботаническом и мелиоративном отношениях. Тр. Кубанск. с.-х. инст., III. — Большая Советская энциклопедия. (1940—1955). 1-е изд. (1940). 45; 2-е изд. (1955). 33. — Большая энциклопедия. (1903). 15. Изд. «Просвещение». — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Климентов Л. В. (1954). Плавы низовьев Днестра и Днепра, их генезис и некоторые свойства. Изв. Всес. геогр. общ., 86, 1. — Климентов Л. В. (1960). О растительности и ландшафте нижнеднестровской поймы и ее плавней и происшедших в них сдвигах. Изв. Всес. геогр. общ., 92, 3. — Косенко И. С. (1923). К познанию растительности лиманов и плавней Приазовского побережья Кубанского края. Тр. Кубанск. с.-х. инст., I, 2. — Малая Советская энциклопедия. (1959). 7. 3-е изд. — Мильков Ф. Н. (1960). Словарь-справочник по физической географии. — Пачоский И. К. (1914). Плавни низовьев Днепра. Школьные экскурсии и школьный музей, кн. 2 и 3. — Пачоский И. К. (1927). Описание растительности Херсонской губернии. Матер. по исслед. почв и грунтов Херсонск. губ., III. — Самойлов И. В. (1952). Устья рек. — Флеров А. Ф. (1930). Типы растительности дельты и низовьев реки Кубани и реки Анапки. Тр. Северо-Кавказск. ассоц. н.-и. институтов, 83. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. В сб.: Растительность СССР, I. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В сб.: Растительность СССР, I. — Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрон. (1898). 46. — Энциклопедический словарь (трехтомник). (1954). 2.

Одесский государственный университет.

(Получено 20 III 1962).

УДК 582 : 001.4/582.998

С. Ю. Липшиц

К ПОЗНАНИЮ РОДА *AUCKLANDIA* FALCONER (*COMPOSITAE*)

17 ноября 1840 г. на заседании Линнеевского общества в Лондоне доктор Фальконер (Falconer) сообщил об одном замечательном эндемичном растении из Кашмира. Корень этого растения, обладающий острым ароматическим запахом, носящий местное название «кут», широко употребляется как афродизиак и средство для окуривания при исполнении религиозных церемоний. В период работ Фальконера в Индии корни этого растения представляли важный предмет торговли; они собирались в больших количествах и экспортировались в ряд стран (преимущественно в Китай). Подробно проведенное исследование привело Фальконера к заключению о том, что растение, дающее эти корни, относится к сем. *Compositae* и заслуживает выделения в новый, монотипный род *Aucklandia* Falconer с одним видом *A. costus* Falconer. Название рода было дано по имени генерал-губернатора Индии, весьма способствовавшего ботаническим исследованиям этой страны, а видовой эпитет «Costus» отражает греческий синоним названия, под которым корни известны у местного населения в Кашмире. Фальконер отождествлял *Aucklandia costus* с растением, известным древним авторам под именем «*Costus*». По мнению Фальконера, корни *Aucklandia* соответствуют корню, описанному Диоскоридом.

Экстракт доклада Фальконера с коротким латинским диагнозом рода *Aucklandia* появился в свет уже в феврале 1841 г. (Falconer, 1841). Подробное изложение доклада, включая тщательное обширное описание *Aucklandia costus*, занимающее свыше $1^1/_2$ страниц, вышло из печати в 1842 г. (Falconer, 1842). Вскоре первоописание рода, появившееся в 1841 г., было перепечатано Эндлихером (Endlicher, 1842), а в 1846—1847 гг. Вальперс (Walpers, 1846—1847) повторил краткий, заимствованный из работы Фальконера 1841 года, диагноз вида. Несколько позднее в 1843 и 1844 гг. Декен (Decaisne, 1844) дал описание и изображение нового вида *Aplotaxis lappa* Decne. Последний вид полностью соответствует *Aucklandia costus* Falcon., что признано всеми последующими авторами, занимавшимися флорой Индии (например, Клэрком, Гукером и др.). Но, видимо, том «Путешествия в Индию» В. Жакемона, в котором имеется подробное описание вида, выделенного Декеном, появился не в 1844 г., а годом раньше потому, что Вальперс привел краткий диагноз *Aplotaxis lappa* Decne. еще в 1843 г. (Walpers, 1843). Как известно, род *Aplotaxis* DC. установлен Декандоллем крайне неудачно. Род *Aplotaxis* DC. не был признан впоследствии ни одним из последующих ботаников, монографически занимавшихся им; он включается на правах секции в род *Saussurea* DC. Вследствие этого Клэрк (Clarke, 1876) перевел растение, описанное Декеном в роде *Aplotaxis*, в род *Saussurea* под именем *S. lappa* (Decne.) Clarke. Под этим названием растение фигурирует во «Флоре Британской Индии» Д. Гукера и в ряде современных индийских «Флор». Между тем из сказанного выше явствует, что Фальконер описал под именем *Aucklandia costus* интересующее нас растение почти на два года ранее Декена и право приоритета несомненно принадлежит ему. Но род *Aucklandia* Falconer, как показали исследования английских ботаников, и независимо от них мои (см. ниже), выделен неудачно и тождествен с родом *Saussurea*. Поэтому необходимо предложить новую комбинацию для рассматриваемого вида.

Saussurea costus (Falconer) Lipsch. comb. nova.— *Aucklandia costus* Falconer in Annal. a. Magaz. Natur. Hist., february, 1841, VI, N 39 : 475; Ej. in Transact. Linn. Soc. London, 1842, XIX : 23—25; Endlicher Mantissa bot. sistens Gener. plantar., suppl. II, 1842 : 47—48; Walpers Repertor. bot. systemat., 1846—1847, VI : 282. — *Aplotaxis lappa* Decne. In Jacquem. Voyage dans l'Inde, ? 1843 (1844), IV : 96; atlas, Bot., ? 1843 (1844) tab. 104; Walpers Repertor. bot. systemat., 1843, II : 669. — *Saussurea lappa* Clarke in *Compos.* indic. 1876 : 233; Hook. f. Fl. Brit. India, 1881, 3 : 376; Basu a. Kirtikar, Ind. Med. Pl., 1918 : tab. 551 (op. non visum); Coventry B., Wild Flowers Kashmir (1923) 1 : tab. 26 (non visum); Blatter, Beautiful Flowers Kashmir, 1928, 1 : 185 et tab. 33, fig. 1. — *Theodorea costus* O. Kuntze. Revis. gener. plantar.. 1891, 1 : 368.

Рассмотрим теперь характерные признаки, которыми Фальконер пытался диагностировать новый род *Aucklandia*. Главнейшим из них, как явствует из описания, было принято строение хохолка семянки. По Фальконеру, у представителя рода хохолок якобы состоит из двух рядов перистых щетинок, которые в основании соединены по три или по четыре в опадающее колечко.

Таким образом, никакого принципиального отличия от строения хохолка, свойственного представителям рода *Saussurea*, не имеется. Как у *Saussurea*, так и у *Aucklandia*, внутренние щетинки хохолка в основании спаяны в опадающее колечко. Затем оно часто разламывается на части, производя впечатление, что несколько щетинок (3—4) соединены в основании. Видимо, такие фрагменты колечка опавшего хохолка и привлекли внимание Фальконера.

Далее Фальконер указывает на высокий рост растения, почти лировидные листья, многочисленные верхушечные, скученные крупные яйцевидно-шаровидные корзинки и своеобразное строение обертки. Листочки ее многорядные, продолговатые с мозолевидным слегка отклоненным остроконечием, заканчивающимся щетинкой. Нижние придатки пыльников перисто или шерстисторассеченные. Семянка узко обратнояйцевидная, мясистая, на верхушке увенчанная слегка выдающейся коронкой (окраиной), край которой пленчатый, рваный. Наиболее важным признаком, выделяемым самим Фальконером как «character differentialis» рода, признается строение хохолка — наличие двух рядов перистых щетинок, в основании соединенных по три или по четыре в опадающее колечко. Об этом признаке умалчивает Декен в своем описании *Aplotaxis lappa*; он приводит для вида однорядный хохолок, и в силу этого, по-видимому, отнес новый вид к роду *Aplotaxis*. Клерк характеризует хохолок как перистый, почти двурядный, щетинки наружного ряда его более короткие, тоже перистые. Гукер указывает, что строение хохолка двурядное, перистое. Мне кажется, что в характеристике хохолка Гукер базировался на данных Фальконера. Он же выделяет *Saussurea lappa* в особую монотипную секцию рода *Saussurea* под именем sect. *Lappa* Hook. f.

Наша проверка строения хохолка у *Saussurea costus* (Falconer) Lipsch., проведенная на значительном материале, показывает, что хохолок у этого вида в типе однорядный. Щетинки его перистые, все в основании спаяны в целиком опадающее колечко. По этому и ряду других признаков (высокие полые стебли; крупные корзинки с многорядными своеобразными листочками обертки, которые сильно твердеют и заканчиваются отогнутыми длинными, слегка колючими остриями; форма листьев и семянок) *Saussurea costus* (Falconer) Lipsch. в системе рода находит место в подроде *Frolovia* (DC.) Lipsch. (Липшиц, 1962).

Однако в подроде *Frolovia* (DC.) Lipsch. этот вид по совокупности некоторых своеобразных черт, по своему изолированному распространению в Кашмире (он считается эндемом этой страны, другие виды подрода обитают в пределах Средней Азии, на Алтае и в Саянах) заслуживает выделения в особый ряд (серию). Привожу ее описание.

Series **Aucklandiae** (Falconer) Lipsch. subgeneris Frolovia (DC). Lipsch., ser. nova.— Genus *Aucklandia* Falconer in Ann. a. Magaz. Natur. Histor., february 1841, VI, 39: 475; Ej. in Transact. Linn. Soc. London, 1842, XIX : 23. — Sect. *Corymbosae purpureae* Clarke generis *Saussureae* in Compos. indic., 1876 : 222 pro min. parte. — Sect. Lappa Hook. f. generis *Saussureae* in Fl. Brit. India, 1881, 3 : 373. — Sect. *Aucklandia* (Fal-

coner) O. Hoffm. generis *Saussureae* in Engl. et Prantl, Die natürlich. Pflanzenfam., IV, 5, 1893 : 321; Dalla Torre et Harms Genera siphonogamar., 1906, 8 : 568.

Planta habitu species generis *Arctium* (*Lappa*) in mentem revocat. Folia ab utroque latere pilis brevissimis glandulisque odoriferis intermixtis inspersa; radicalia maxima, semimetralia, pinnatilobata, lobis rotundatis, integris vel repandis, hinc inde margine apiculatis; terminali maximo, cordato. Calathidia±numerosa (2—7), terminalia, sessilia, aggregata, foliis supremis magnis solitariis vel binis suffulta. Involucrum ovoideum pluriseriale, phyllariis plus minusve arachnoideis demum subglabrescentibus, numerosissimis conformibus, oblongo-lanceolatis vel elliptico-lanceolatis, elongato-acuminatis, acumine post anthesin rigido, subspinescente, recurvo. Achenium anguste obovatum superne vix attenuatum apice coronula ornatum. Pappus uniserialis, sordide luteus, setis subaequilongis, plumosis basi in annulum deciduum concretis.

Typus seriei: **Saussurea costus** (Falconer) Lipsch.

Растение, обликом напоминающее виды рода *Arctium* (*Lappa*). Листья с обеих сторон осыпанные короткими волосками, смешанными с пахучими железками; нижние наибольшие, до полуметра длины, перистолопастные, лопасти округлые, цельные или широко выемчатые, по краю с короткими остроконечиями; верхняя лопасть самая большая, сердцевидная. Корзинки±многочисленные, верхушечные, сидячие, тесно собранные, подпертые 1—2 крупными самыми верхними листьями. Обертка яйцевидная, сложенная из многочисленных одноформенных, паутинисто-опушенных, потом почти голых, продолговато-ланцетных или яйцевидно-ланцетных, удлиненно заостренных листочков, острия после цветения жесткие, слегка колючие, отогнутые. Семянка узко обратнояйцевидная, наверху слегка оттянутая, украшенная оторочкой (коронкой). Хохолок однорядный, грязно-желтый, щетинки его почти равные, перистые, в основании сросшиеся в опадающее колечко.

Тип ряда: **Saussurea costus** (Falconer) Lipsch.

Изученные экземпляры. (Specimina examinata): 1. Kashmir, Barzil, 11 300 f., 28 VII 1876, № 29729-*B*, C. B. Clarke (Leningrad); 2. Kashmir, Sonamarg, 9000 f., 14 VIII 1922, № 6314-*a*, R. R. Stewart (New York); 3. Там же, 9000—10 000 f. 15 VII 1928, № 9801-*B*, R. R. Stewart (New York); 4. Kashmir, Masjid Nar, above Kun Patthar 12—13 000 f. 13 VIII 1939, № 18453-*a*, R. R. Stewart (New York).

Это растение успешно культивировалось в Полярно-Альпийском ботаническом саду, где оно было выращено из семян. Я видел гербарные образцы оттуда, показанные мне Н. А. Аврориным.

Литература

Л и п ш и ц С. Ю. (1962). Соссюрея — *Saussurea* DC. Флора СССР, 27 : 384—389. — C l a r k e C. B. (1876). Compositae indicae: 233. — D e c a i s n e J. (1844) in: V. J a c q u e m o n t, Voyage dans l'Inde, IV : 96; atlas, Bot. tab. 104. — E n d l i c h e r S. (1842). Mantissa botanica sistens Generum plantarum. Supplementum II : 47—48. — F a l c o n e r H. (1941). Description of *Aucklandia*, a new genus of *Compositae*, supposed to be the Costus of Dioscorides. Ann. a. Magazine of Natur. History, VI, 39 (february) : 474—475. — F a l c o n e r H. (1842). Some Account of *Aucklandia*, a new Genus of *Compositae*, believed to produce the Costus of Dioscorides. Transact. Linn. Soc. London, XIX : 23—31. — W a l p e r s W. G. (1843). Repertorium botanices systematicae, II : 669; VI (1846—1847) : 282.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 X 1963).

УДК 581.145 : 582.475

И. И. Старченко

РАННЕЕ ПЛОДОНОШЕНИЕ ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ

Возмужалость ели обыкновенной *Picea excelsa* в пределах ее ареала в культурах наступает в 20—30-летнем возрасте, а под пологом леса в возрасте 40—60 лет. В степной зоне на Мариупольской агролесомелиоративной опытной станции, расположенной в Донецкой области между Донецком и Ждановым, она стала плодоносить в 9-летнем возрасте.

Эта ель относится к красношишковой форме. Посадки ее производились 2-летними сеянцами, завезенными из соседней Луганской области.

Почва здесь — обыкновенный чернозем мощностью до 80 см. Местоположение культуры возвышенное. Ближайшие старые ели растут на расстоянии 5—6 км в Велико-Анадольском лесхозе.

Впервые молодые ели на территории опытной станции стали плодоносить в 1961 г. В этом году плодоносили 23 ели, в 1962 г. 4 ели. Высота плодоносящих елей была от 78

до 162 см. Мужских колосков не было. В большинстве случаев в соплодии находилось по 4 шишки, в единичных случаях по 8. В 1961 г. длина шишек была от 5 до 8.5 см, ширина от 2 до 3.5 см. Вес шишек, собранных 18 августа до сушки, колебался от 12.3 до 33.5 г. Количество семян в шишках составляло 21—57 штук, в среднем 40. Вес 1000 семян, собранных в октябре, равнялся 1.27 г. Все они были пустыми.

В 1962 г. к октябрю сохранились шишки лишь на одной елке. На ней было 8 шишек. Длина их была от 1.8 до 3.3 см, ширина от 0.8 до 1.5 см. Семена оказались недоразвитыми, пустыми.

Чем можно объяснить раннее плодоношение ели? У большинства плодоносящих елей в 1961 и 1962 гг. цвет хвои был нормальный. У некоторых елей в 1961 г. она имела желтоватый оттенок. Рост был нормальный. Около всех плодоносящих елей производилась выкопка елей для озеленения. При этом из-за большой густоты посадки были подрублены корни у плодоносящих елей. По-видимому, повреждение корней и явилось тем раздражителем, который обусловил преждевременное плодоношение 9-летних елочек.

Мариупольская агролесомелиоративная
опытная станция,
Донецкая область, Волновахский район
п/о Ольгинка.

(Получено 3 I 1963).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 062.01 : 581.14

Д. А. Сабинин. Физиология развития растений. Изд. АН СССР, М., 1963. 196 стр.

Каждый ботаник прочтет с интересом книгу Д. А. Сабинина. Морфолога-анатома она привлекает особенно тем, что поднятые в ней насущные вопросы ботаники автор решает, опираясь на данные по структуре растения.

Настоящая статья не является обычной рецензией; в ней изложены некоторые соображения морфолога, вызванные чтением этого труда Сабинина.

В I главе в начале книги Сабинин предлагает свое определение роста и развития. Рост — процесс новообразования элементов структуры организма. В понятие «элементы структуры» вкладывается широкое содержание — ими являются и органы, и клетки, и более мелкие элементы до макромолекул включительно. Сабинин правильно раскрывает особенности роста как процесса не только новообразования, но и разрушения элементов структуры. Очень важным является его указание, что рост при прохождении организмом жизненного цикла совершается с различной скоростью, и самый характер этого процесса подвержен глубоким и закономерным изменениям (стр. 7).

Развитие, по Сабинину — изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные прохождением жизненного цикла (стр. 8).

Таким образом, Сабинин дает широкое определение понятий роста и развития, охватывающее проявления жизнедеятельности организмов вне зависимости от того, имеется ли у них половое размножение или нет. Он не противопоставляет эти процессы друг другу, а напротив, показывает на примерах (стр. 9, 10), что они являются диалектическим единством. С этой хорошей идеей мы встречались уже, читая М. Х. Чайлахяна.

Однако в книге не раскрыто понятие «жизненный цикл», что создает трудности для читателя, особенно в уяснении понятия «развитие».

Во II главе дается анализ закономерностей роста. Разнообразие кривых роста автор связывает с различным соотношением скоростей синтеза нуклеиновых кислот и других веществ, необходимых для роста. Анализируя факторы, влияющие на синтез нуклеиновых кислот, которым Сабинин придает ведущее значение в процессах роста, он обходит вопрос о роли филогенетического положения растения.

Обсуждая данные о росте листьев, последовательно появляющихся на побеге, Сабинин подчеркивает, что «. . .первые листья, появляющиеся на побеге, и листья, заканчивающие ряд, имеют совершенно необычные кривые роста. В них очень хорошо выражены логарифмические ветви и очень слабо представлены экспоненциальные части» (стр. 23—24). Опираясь на ряд примеров, Сабинин делает заключение, что именно при отсутствии условий для новообразования нуклеиновых кислот прирост листа падает вплоть до остановки роста.

Действительно, упрощенная форма и мелкие размеры первого листа (а иногда и нескольких первых листьев, например у чая и дуба) наблюдаются у тех растений, у которых этот лист заложен в зародыше семени. Еще в семени этот зачаток листа начинает стареть, и при прорастании семени его рост быстро останавливается. Однако, по неопубликованным данным Кондратьевой-Мельвиль, у ряда растений (клен платанолистный, желтая акация, и др.) и последующие листья, зачатки которых возникают уже у проростка, имеют резко уменьшенные размеры, по сравнению даже с первой парой листьев. Кондратьева-Мельвиль склонна связать это явление с тем, что в период заложения второй пары листьев происходит образование большого количества боковых корней. В растениях большое значение имеют коррелятивные явления, в связи с которыми, очевидно, и происходит перемещение очагов роста.

По Сабинину, причиной остановки роста является снижение обеспеченности точки роста нуклеопротеидами (стр. 32). Однако он правильно подчеркивает, что «период приостановки видимого роста оказывается вместе с тем периодом интенсивного новообразования зачатков листьев в точке роста. . . Следовательно, ритм видимого роста побегов и эмбрионального роста не совпадают. Это заключение заставляет признать невозможным по наличию или отсутствию видимого роста судить о состоянии меристемы точки роста» (стр. 34). Как анатом я приветствую это заключение и прибавлю, что по визуально обнаруживаемому появлению листьев нельзя судить и о пластохроне. Рост возникших зачатков листьев может быть задержан разными причинами; затем, при наступлении благоприятных условий, внешне заметное появление листьев будет быстрым, что создаст ложное представление о пластохроне.

Сабинин обращает внимание на то, что и после накопления в верхушке побега нуклеопротеидов, в условиях, обеспечивающих видимый рост, он тем не менее не наступает. Объяснение этих фактов автор ищет в существовании нескольких форм нуклеиновых кислот. Началу видимого роста должна предшествовать их деполимеризация (стр. 39). Вместе с этим следует принимать во внимание следующее важное обстоятельство. Для того чтобы наступил видимый рост побега, обязательно сопровождающийся у высших растений образованием зачатков листьев и почек, необходимо, чтобы конус нарастания имел определенный объем. Однако у растений некоторых видов заложение зачатков листовых органов в определенные периоды жизни приводит к заметному уменьшению конуса нарастания. Можно высказать предположение, что накопление в период покоя нуклеопротеидов сначала должно вызвать разрастание конуса нарастания, после чего начнется образование зачатков листьев, и, наконец, наступит видимый рост. Кроме того, задержка роста почек может быть вызвана активным ростом в осенне-зимне-весенний период корневой системы.

Весьма плодотворна мысль Сабинина о необходимости расчленения роста на этапы. Однако автор рассматривает лишь деление и растяжение клеток, роль в осуществлении этих процессов митогенетических лучей и гормонов роста, связь образования гормона роста и ростовых веществ вообще с обменом веществ в точках роста. Большой интерес представляют факты, объясняющие, почему содержание ростовых веществ зависит от обеспеченности растений азотом. Для морфологов важны данные о том, что более высокая концентрация ростовых веществ приурочена к меристемам в период их деятельности. В этой главе (стр. 73) изложена также история изучения и сложный механизм действия ростовых веществ.

Глава III посвящена развитию. Задачу этого раздела фитофизиологии автор видит в установлении общих закономерностей в ходе развития растений выявлением основы процессов развития. Общей чертой растений, по автору, является расчленимость и многовариантность их развития. Сабинин считает первой задачей физиологии растений установление этапов развития и возможно более глубокое и тонкое разграничение близких этапов развития (стр. 88). Поскольку меняющееся при развитии состояние растения вызывает изменение структуры, к решению выдвинутой задачи должен быть привлечен и морфологический метод.

Заслуживает самого пристального внимания положение о том, что прохождение развивающимся организмом той или другой части жизненного цикла может совершаться по ряду вариантов. В связи с этим исходное состояние в начале определенного этапа развития может быть различным; поэтому одинаковые этапы развития даже у одной и той же формы в ряде случаев представляют не тождественные, а лишь аналогичные изменения.

В главе IV приведены данные физиологического анализа изменений в организме низших растений, обусловливающих прохождение данного этапа развития. Автор освещает физиологию этапов ориентировки оси полярности развивающегося организма и его сексуализации. На основе анализа этих этапов на стр. 105 дана общая схема прохождения этапа развития. Эта схема использована и для освещения физиологии развития семенных растений (гл. V).

Анализируя эксперименты по стратификации семян, автор выдвигает следующее предположение: если подготовка к следующему этапу развития не осуществилась полностью, а условия резко изменились, то вещества, обеспечивающие этот переход, могут разрушиться, и, следовательно, для прохождения данного этапа опять станут необходимы условия их накопления (стр. 113, 114). Автор предостерегает от понятия «покой семян»; опираясь на исследования цитологов, он заключает, что в период мнимого покоя происходит перестройка наиболее важных и устойчивых компонентов клеточных структур зародыша.

Закономерные различия ряда образований на побеге автор относит к проявлениям развития организма. Подчеркивая гомологию вегетативных и репродуктивных органов побега, он пишет: «Поэтому самая задача изучения физиологии развития побега может быть сформулирована точнее как физиологический анализ возникновения различий членов морфогенетического ряда образований на побеге» (стр. 119). Эта большая пролема разрабатывается в нескольких направлениях. Сабинин анализирует вегетативные образования побега, при этом приводятся параболические кривые изменения свойств ряда последовательно появляющихся листьев, составленные Н. П. Кренке. Сабинин считает, что Кренке не дал объяснения этому явлению. Его теория не объясняет, почему первые листья пазушного побега оказываются омоложенными по сравнению с кроющим листом данного побега. Не объясняет эта теория и наличия на одном побеге изменения органов по двум параболическим кривым (Кренке назвал это явление «инверсией»). Влиянием внешних условий объяснить инверсии также невозможно. Наконец, теория Кренке не объясняет причины различий листьев на плагиотропном побеге. Сабинин указывает, что параболические кривые изменения органов приложимы лишь к ортотропным побегам, имеющим один цикл роста. Для изучения процесса развития побега Сабинин предлагает установить элементарный этап его развития. Таким этапом он считает образование листа (стр. 128), скорость появления он предлагает учитывать в пластохронах. Работы анатомов подтверждают правильность этого метода анализа развития побега. Более ста лет они изучают развитие проводящих тканей в стебле в связи с заложением и развитием листьев. Промежуток времени от образования бугорка листа до развития в нем проводящей системы анатомы исчисляют в пластахронах. В настоящее время есть факты, свидетельствующие о том, что у растений разных экологических типов число пластохронов с момента образования листового бугорка

до развития в зачатке листа проводящей системы может быть различным. Определить, детерминирован ли зачаток как лист или как чешуя, анатомы могут на очень ранней фазе роста зачатка.

На стр. 130—131 приведена схема этапов изменений меристематических зачатков листовых органов. Эта схема на основе анатомических исследований может быть значительно детализирована. По делениям меристемы в конусе нарастания анатомы устанавливают место появления будущего органа; затем выделяют фазу или этап листового бугорка; с появлением в нем прокамбия этап называют «листовой зачаток», затем отмечают дифференциацию прокамбия во флоэму и ксилему. По строению верхушечных клеток зачатка можно установить время его детерминации в чешую или лист. Если зачаток детерминирован как лист, выделяют начало образования его пластинки и роста черешка.

Явный рост листа у разных видов растений может начаться с различных этапов его развития. Это безусловно должно наложить отпечаток на характер строения взрослого листа, однако данный вопрос не разработан.

По Сабинину, характер последующего развития зачатка листового органа определяется общими чертами обмена нуклеиновых кислот в период детерминации будущего органа. Если этот период совпадает с высоким содержанием нуклеопротеидов в меристеме, соответствующий зачаток окажется детерминированным как орган, способный к длительному росту, в результате чего он может достигнуть значительных размеров и расчлененности. Следы влияния характера роста побега на свойства образуемых им органов надо искать в органах, образующихся не в данный момент, а возникающих через несколько пластохронов (стр. 132—134). Явление «омоложения» первых листьев боковых побегов Сабинин объясняет их жизненным ритмом. Рост пазушного побега тормозится его кроющим листом и терминальной почкой, именно поэтому его первые листья оказываются мелкими и малоразвитыми (стр. 136). Это торможение и приводит к укорочению морфогенетического ряда бокового побега по числу развитых листьев (стр. 137). Явление инверсии — появление на побеге мелких нерасчлененных листьев — вызывается также временной задержкой роста, недостатком необходимых веществ, а именно нуклеопротеидов (стр. 139). Причина различной структуры листьев на плагиотропных побегах, по Сабинину, — также в различной обеспеченности нуклеиновыми кислотами меристематических клеток в период детерминации зачатков листьев. Все эти рассуждения весьма логичны и подкреплены фактами; тем не менее они не объясняют, почему различные виды имеют свои закономерности смены листьев различного строения. Совершенно очевидно, что сам ритм накопления нуклеиновых кислот в точках роста в свою очередь подчинен закономерностям онтогенеза всего растения, сложившимся в филогенезе данного вида.

Далее Сабинин рассматривает переход побега к образованию репродуктивных органов. Он совершенно справедливо отмечает, что этот вопрос долгое время заслонял в сознании ботаников все остальные вопросы физиологии развития растения (стр. 140).

Вполне обоснованно Сабинин предлагает образование цветка или соцветия, как и образование листа, расчленить на большое число этапов. Правильность этого предложения уже доказана большим количеством работ. Репродуктивные органы Сабинин рассматривает как органы гомологичные вегетативным. Он считает, что число членов морфогенетических рядов производных побега у представителей ряда видов является устойчивым. Сабинин напоминает, как велико постоянство числа членов частей цветка. Но у многих растений число вегетативных образований побега варьирует.

Опираясь на работы Клебса, Сабинин считает, что нужно выделять несколько этапов, необходимых для перехода растения к цветению. В растении должны возникнуть внутренние условия для перестройки деятельности точки роста побега; затем при наличии соответствующих условий должны образоваться зачатки репродуктивных органов и, наконец, — сформироваться соцветие, цветки и последовать их распускание.

Останавливаясь на работах Т. Д. Лысенко, Сабинин считает, что яровизация — это этап, в период которого в точке роста стебля протекают изменения, приводящие к укорочению морфогенетического ряда вегетативных органов (стр. 154). Развитие растений является многовариантным. «Для многих растений известны два варианта развития: один с более длинным, а другой с укороченным морфогенетическим рядом вегетативных образований побега» (стр. 155). Яровизация — это процессы детерминации, делающие растение способным к развитию по варианту с укороченным рядом вегетативных органов.

Сабинин указывает на очень важное обстоятельство — в зародыше злака заложены зачатки ряда листьев и конус нарастания побега уже близок к началу формирования зачатков репродуктивных органов. Яровизация приближает момент перестройки формообразовательной деятельности конуса нарастания (рис. 158). Но у яровых злаков в зародыше к моменту созревания семени все члены морфогенетического ряда детерминированы и поэтому попытки ускорить наступление их цветения путем яровизации не дают заметных результатов. Сабинин приводит и другой пример, когда яровизацией не удается вызвать ускорения перехода растений в репродуктивную фазу. Это имеет место, если растение, прежде чем перейти к цветению, образует очень большое число листьев. В этом случае можно ускорить зацветание, если яровизировать не зародыш, а растения, имеющие несколько листьев. Сабинин приводит данные о физиологических изменениях, происходящих в верхушке побега под влиянием яровизации. Он предполагает, что при яровизации, так же как в процессе стратификации семян «. . . . при изменении внешних условий и вызванных этим изменением сдвигах в обмене веществ физиологически активные вещества, накопившиеся в меристеме до порога эффективной концентрации, могут подвергнуться превращениям, лишающим их активности» (стр. 161).

Далее Сабинин анализирует явление фотопериодизма и показывает влияние фотопериода на вегетативные и репродуктивные образования. В этом разделе он опять подчеркивает необходимость отличать процессы детерминации от процесса органообразования. Чтобы установить, произошла ли детерминация репродуктивных органов после определенного фотопериода, необходим анализ строения верхушки стебля (стр. 173). Сабинин предлагает схему возникновения и превращения под влиянием фотоиндукции гипотетических веществ, определяющих ход органогенеза растения (стр. 179). Известно, что воспринимают фотоиндукцию только зрелые листья — среднего возраста (стр. 180); причем они должны обладать определенной площадью. Вещество, возникающее в этих листьях, перемещается к точке роста по флоэме (стр. 180—181).

Анализируя переход растения в репродуктивную фазу, Сабинин не использовал данных по анатомии верхушки побега. Между тем анатомы внесли свой вклад в разработку этого вопроса. Их работы показали, что размеры конуса нарастания перед образованием репродуктивных органов должны сильно увеличиться, так как при развитии цветка происходит быстрый органогенез. Структурным условием перехода растения в репродуктивную фазу является определенный размер конуса нарастания. Увеличение его размера происходит во время образования листьев. Но величина конуса нарастания не является единственным условием перехода растения в репродуктивную фазу. Достигнув необходимой для образования репродуктивных органов величины, он может, однако, продолжать формирование листьев. Опыт Ф. Э. Реймерса (стр. 160) с капустой можно трактовать следующим образом. Зародыш в ее семенах имеет очень маленький конус нарастания, поэтому яровизация проростков не дает эффекта. В процессе роста растения конус нарастания достигает больших размеров и после яровизации растений, приводящей к определенным физиологическим изменениям, становится способным к образованию репродуктивных органов.

Физиологи исходят из предположения, что при переходе растения в репродуктивную фазу вся меристема конуса нарастания претерпевает глубокие изменения. Между тем анатомические исследования показывают, что как вегетативные, так и генеративные органы возникают путем деления небольшого очага клеток, расположенных лишь в двух-трех самых наружных слоях конуса нарастания.

В Ботаническом журнале, № 12, 1962 г. опубликована статья Ф. Ф. Лейсле, в которой изложены результаты ее большой экспериментальной работы. Растения, перешедшие в репродуктивную фазу, она помещала в условия измененной длины дня. В результате этого их конус нарастания переставал формировать органы цветка и начинал снова образовывать вегетативные органы или уродливые цветки. Таких фактов известно немало.

Данные анатомов о закономерностях образования органов побега и морфологов об аномалиях в строении цветка позволяют высказать предположение, что образование и накопление в определенных условиях веществ, необходимых для формирования того или иного органа, происходит лишь в небольшом очаге клеток конуса нарастания. Наличие в одной мутовке органов различного строения, и даже развитие органов, состоящих из лепестка и пыльника, или столбика и пыльников, показывает, как быстро совершается изменение метаболизма в отдельных группах клеток меристемы.

Очевидно, для разработки проблемы онтогенетических изменений необходимы совместные усилия физиологов и анатомов. Одним из необходимых разделов этой работы является изучение строения конуса нарастания побега, начиная с зародыша, вплоть до формирования пестика цветка.

В. К. Василевская.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 20 V 1963).

УДК 019.941 : (084.4) : 581.524.44 : (479.22)

Н. Н. Кецховели. Растительный покров — сокровищница народа. Фотоальбом. Изд. АН Груз. ССР, Тбилиси, 1961, 482 стр., 697 фотоснимков. Тираж 1000. На грузинск. и русск. яз.

Ландшафтно-ботанический альбом растительности Грузии великолепно издан. В нем помещены фотоснимки, выполненные автором в 1932—1961 гг., и 7 цветных репродукций растений художника Б. Гавриленко.

Альбому предпослано введение с общими географическими сведениями о Грузии и краткой характеристикой ее растительных формаций. Фотографии сгруппированы по тематическим разделам.

В разделе «Введение» (фотографии 1—45) представлены типичные ландшафты Грузии — панорама Кавказиони, вершина Тетнульди, Цхра-Цхаро, Кахетинская и Картлийская равнины, Колхидская низменность и др. Раздел «Альпийская растительность» (фотографии 46—60) содержит снимки альпийских лугов с *Campanula*

tridentata, *Galanthus alpinus*, *Potentilla gelida*, *Saxifraga cartilaginea*, *Draba siligosa* и различными *Gentianae*. В разделе «Субальпы» (фотографии 61—93) помещены снимки субальпийских растений на лугах и скалах: *Inula grandulosa* и *Polygonum alpinum* из Бакуриани, *Lilium georgicum* из Ласдили, *Betonica grandiflora* и *Poa berberica* из Триалети и многие другие. В разделе «Сорняки лугов» имеется несколько снимков зарослей *Veratrum lobellianum* на высокогорных пастбищах Цхра-Цхаро, Триалети и других, заросли *Leucanthemum vulgare*, *Digitalis ciliata* и *Aconitum orientale*. На фотографии 97 изображено сильно выбитое пасущимися овцами высокогорное пастбище, заросшее сорняками. В разделе «Субальпийское высокотравье» (фотографии 114—130) прекрасны снимки пышной травяной растительности, образованной различными видами *Heracleum*, *Agasyllis*, *Symphytum*, *Ligusticum*, *Campanula*, *Lilium*, *Veratrum*, *Inula*, *Senecio*, *Pyrethrum*, *Cicerbita*. Изображены густые заросли, иногда выше человеческого роста, из *Pyrethrum macrophyllum*, *Campanula lactiflora*, *Heracleum sosnowskyi*, *Struthiopteris filicastrum*, показаны «Заросли рододендрона» (фотографии 131—136) из *Rhododendron ponticum*, *Rh. flavum*, *Rh. caucasicum* (Ласдили, Мта-Тушети, Цхра-Цхаро). «Субальпийский лес» отражен на фотографиях 137—172.

В альбоме имеется ряд снимков субальпийских лиственных лесов из разных видов *Betula*, *Acer*, *Quercus*, *Sorbus* и др. Прекрасны изображения старых деревьев *Acer trautvetteri*, *Quercus macranthera* и березняков в Сванетии и Цхра-Цхаро, *Betula raddeana* в Мта-Тушети и на Девдоракском леднике, а также высокогорных сосняков в Тушети. Поучительны снимки, показывающие снижение верхней границы леса вследствие пастьбы скота. «Бучины» изображены на фотографиях 173—204. Очень хороши снимки старого букового леса в Бакуриани, Бацари и Мтирала возле Батуми с мощными стволами буков-гигантов. «Ельники и пихтарники» представлены на фотографиях 205—227. Они с трудом восстанавливаются, их площадь постепенно уменьшается, поэтому к использованию их автор рекомендует относиться особенно бережно. Имеются фотографии чудесных старых ельников на Кохта-Гора в Бакуриани, Сванетии и др. Фотография 212 — ствол огромной старой ели на Кохта-Гора. Сосняки изображены на фотографиях 228—283. Имеются изображения реликтовой эльдарской сосны на гребнях скал, соснового бора возле Манглиси, где находится лучший детский климатический курорт Грузии. В альбоме показано большое разнообразие сосновых лесов Грузии — от молодняков на равнинах до старых, еще ненарушенных боров высоко в горах; например, растущие на известняках ущелья Тетроби светлые сосновые леса с можжевеловым подлеском. Грабовые леса и дубняки представлены на фотографиях 284—328. Эти леса состоят в основном из *Quercus iberica* и *Carpinus caucasicus*. Имеются изображения обширных грабовых лесов с богатым вечнозеленым подлеском в Западной Грузии, старых грабовых лесов, сохранившихся возле Бетании, Коджори, Беврети и т. д. Интересен снимок мощного граба с четырьмя стволами в древней роще Кашка-Тала. Здесь помещена и серия снимков старых деревьев *Quercus iberica* с широкой кроной и фотография старой дикой яблони с четырьмя стволами. «Дзедзвиани» (фотографии 329—369) — так автор называет заросли *Paliurus*, обычно появляющиеся на месте уничтоженных и не восстановленных лесов. Часто это происходит из-за неумеренного выпаса скота на месте порубок. Поучительна фотография 333 — в зарослях грабинника пасется скот, «подготовляя» почву для держи-дерева. Местами в зарослях держи-дерева долго живут интересные растения, оставшиеся от прежнего леса (*Arum elongatum*, *Peonia mlokosewitschii* и др.). В Грузии есть и первичные дзедзвиани, обычно образующие заросли среди дубово-грабового леса.

Заросли держи-дерева на сухих участках могут быть использованы для задержки эрозии (фотография горного склона возле Мцхети). Фотография 350 сделана с рисунка 1780 г., изображающего окрестности крепости Ананури. На заднем плане склоны покрыты густым буковым лесом. На фотографии 351 те же окрестности в 1958 г. Совершенно безлесные склоны заросли редкой чащей дзедзвиани. Из-за отсутствия леса местное население постепенно вырубает на топливо и эти заросли (фотографии 358 и 368), после чего склоны полностью оголяются. Близок по содержанию и раздел «Эрозия» (фотографии 370—410). Убытки от эрозии в Грузии огромны. Серия снимков очень наглядно показывает, как в результате истребления леса возникают эрозионные процессы. На фотографии 383 — голые склоны Триалетского хребта возле Тбилиси, изборожденные оврагами, в прошлом покрытые великолепными дубово-грабовыми лесами. Серия фотоснимков иллюстрирует, как на высокогорных лугах при перегрузке пастбищ зарождается эрозия — сначала разрушается дерн, затем появляются овраги. Несколько фотографий показывают меры борьбы с эрозией путем устройства защитных лесных полос, террасирования склонов. Имеется фотография остатков таких древних террас (Самшвильдо, Аспиндза). Равнинные леса представлены на фотографиях (411—429). От них ныне остались жалкие остатки в Шираках, Мухрани, Самгори и других местах. Имеются снимки дубрав *Quercus longipes*, *Q. iberica* и *Q.erucifolia* с примесью *Ulmus suberosa*, *U. foliacea*, *Celtis caucasica* и *Acer ibericum*. Оставшиеся массивы этих лесов автор предлагает бережно охранять. В альбоме помещены фотографии отдельных старых деревьев, например, одного дерева *Q. longipes* в с. Вариани, огромного экземпляра *Juglans regia* в с. Марткоби, одного экземпляра *Q. longipes* в Кахети и *Platanus digitifolia* в Навцклис-Хеви. Под светлыми лесами (фотографии 430—509) автор понимает редколесья степей Восточной Грузии (Шираки, Гареджи, Эльдари), состоящие из *Acer ibericum*, *Celtis caucasicum*. *Pyrus salicifolia*, *Juniperus isophyllos*, *J. oxycedrus*, *J. foetidissima*, *Pinus eldarica*, *Pistacia mutica*, *Punica granatum* и других древесных пород. Это уникальные, реликтовые леса, и их необходимо объявить заповедными. Замечательны снимки общего аспекта светлого леса возле Вашловани и

отдельных старых деревьев *P. mutica*, например, тысячелетнего дерева возле Башловани в лесу и др. Имеются фотографии зарослей *Punica granatum* возле с. Кашеби, зарослей *Pyrus salicifolia* в степи Гареджо, арчевников по склонам гор в степи Эльдари, Шираки и Карсани. Очень красива роща старых деревьев *Acer ibericum* в овраге Навис-Цхале в Шираки. Интересно то, что в некоторых местах *P. mutica* растет только в колючих зарослях *Paliurus*, так как в других пунктах ее молодую поросль уничтожает скот (фотография Голниси и др.). Раздел «Прибрежный лес» отражен на фотографиях 510—534. Он расположен по рекам Куре, Алазани и в других местах Грузии. Дана серия снимков лесов из *Q. longipes*, *Alnus*, *Populus nigra*, *P. hybrida*, *Ulmus*, *Salix*. В Западной Грузии и по р. Алазани сохранились леса из *Pterocarya pterocarya*. Степь и полупустыни представлены на фотографиях 535—572. Даны снимки степных растений — *Stipa lessingiana*, *S. joannis*, *S. capillata*, *S. stenophylla*, *Andropogon ischaemum*, *Onobrychis kachetica*, *Festuca sulcata*, *Achillea micrantha* и *Glycyrrhiza glabra*.

Очень красив ковер бородачевой степи и разнотравной степи возле Тбилиси и Болниси. Имеются снимки полупустыни в Эльдари, Шираки, Гареджи с различными видами *Artemisia*, *Limonium*, местами *Salsola nodulosa* и др. Близок по содержанию раздел «Ксерофиты» (фотографии 573—605), куда автор помещает скальных ксерофитов Восточной Грузии — *Rhamnus pallasii*, *Juniperus sabina*, *J. depressa*, *Paliurus*, *Ephedra procera*. Упомянем еще о фотографиях *Ephedra procera* в Карсани, *Atraphaxis spinosa* возле Тбилиси, *Scorzonera ketzkhovelii* — каучуконосе, растущем на известняках Триалети и в Джавахетии. Раздел «Болота» (фотографии 606—629) представлен снимками осоковых болот в Колхиде, вокруг горных озер Джавахети, по рр. Иоре, Алазани и др. На некоторых болотах сохранилась реликтовая северная растительность. Имеются снимки озер с прибрежными зарослями. Очень интересен раздел «Реликты» (фотографии 630—669). Огромное дерево *Zelkova carpinifolia* «Вождь леса» в лесу Бадаури поднимается широкой кроной над общим пологом леса. Уникальны мощные единичные экземпляры *Zelkova* на кладбище с. Бандза и возле с. Чхарис-Эцери. Замечательны снимки древней тиссовой рощи в ущелье р. Бацара, где отдельные деревья в возрасте 800—900 лет имеют диаметр ствола до 130 см. Интересны фотографии огромного *Taxus baccata* в ущелье р. Королис-Цхале возле Батуми, заросли *Buxus colchica* в ущелье р. Техуры, в ущелье р. Арагвы, старое дерево *Castanea sativa* в с. Квишхети. Велик подбор снимков *Pinus eldarica* в Эльдарском заповеднике, на границе Азербайджана и Грузии. В разделе «Красивоцветущие растения» (фотографии 670—692 и 7 цветных таблиц) изображены дикие травянистые растения с красивыми цветками, которые по предложению автора можно было бы ввести в культуру в качестве декоративных. На цветных рисунках представлены: *Iris iberica*, *I. camillae*, *Paeonia majko*, *P. tenuifolia*, *Centaurea fischeri*, *Scabiosa caucasica*, *Campanula mirabilis*. На фотографиях изображены цветущие *Chartolepis tourneforti*, *Lilium georgicum*, *Campanula latifolia*, *C. lactiflora*, *Digitalis ferruginea*, *Betonica grandiflora*, *Delphinium flexuosum*, *Crocus speciosus*, *Diathus cretaceus*, *Arum elongatum*.

Альбом растительности Грузии, составленный Н. Н. Кецховели, в нашей отечественной литературе представляет пока первый опыт создания ландшафтно-ботанических альбомов по отдельным республикам. Это прекрасное по замыслу полезное начинание должно послужить примером и для других республик СССР. Из альбомов, вышедших из печати до сих пор, с альбомом растительности Грузии может быть сопоставлен разве только эстонский альбом «Прекрасная природа Эстонии» (1959), в котором, хотя и преобладают ландшафтные снимки, но много места уделено и растительности. С точки зрения полиграфической техники эстонский альбом выполнен безукоризненно, тогда как в грузинском многие несомненно удачные снимки по вине типографии вышли немного бледными.

И. И. Бурчак-Абрамович.

Естественно-исторический музей
им. Г. Зардаби
Академии наук Азербайджанской ССР,
г. Баку.

(Получено 11 III 1963).

УДК (048) : 581.9 : (471.316)

Н. М. Беловашина, В. К. Богачев, В. В. Горохова. Определитель растений Ярославской области. Под общей научной редакцией В. К. Богачева. Ярославль, книжное издательство, 1961. 497 стр. с иллюстрациями. Ярославский государственный педагогический институт им. К. Д. Ушинского. Кафедра ботаники.

Значение определителя растений Ярославской области, написанного сотрудниками кафедры ботаники Ярославского педагогического института имени К. Д. Ушинского под общей научной редакцией В. К. Богачева и изданного Ярославским книжным издательством в 1961 г., выходит за пределы Ярославской области, он будет широко использован и в соседних областях: Костромской, Ивановской и других. Авторы проделали очень трудную, кропотливую работу, обобщив ре-

зультаты исследований растительности Ярославской области за многие годы и использовав обширные гербарные фонды. В определителе дано описание 1064 видов растений, принадлежащих к 449 родам и 102 семействам. Ряд видов для Ярославской области указывается впервые.

В разделе «Введение» даются методические указания по пользованию определителем. Названия видов растений даются по Маевскому (П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР, 1954), синонимы не приводятся. При описании каждого вида даются следующие сведения: продолжительность жизни (однолетнее, двулетнее, многолетнее), принадлежность к жизненным формам по Раункиеру, высота надземных органов, приводится краткая морфологическая характеристика вегетативных и генеративных органов, указываются местообитания и степень распространения в пределах Ярославской области, встречаемость на территории СССР, даются сведения о практическом значении растения. Для редко встречающихся и недавно выявленных новых для области видов растений указывается точное местонахождение с указанием пункта и фамилии собирателя.

Новшеством по сравнению с другими определителями являются указания на принадлежность видов растений к жизненным формам, характеризующую взаимосвязь растений с условиями внешней среды.

Таблицы для определения семейств, родов и видов составлены по единому плану, они довольно кратки и при первом ознакомлении кажутся четкими и продуманными. Книга хорошо иллюстрирована, в ней приводится 8 цветных таблиц, 56 штриховых таблиц и рисунков, а также даны схематические таблицы по морфологии корня, листа, соцветий и плодов.

При ознакомлении с определителем невольно возникает вопрос, почему он написан для одной области, небольшой по территории и издан тиражом всего лишь в 2000 экземпляров. Тенденция писать определители только для своей области проявляется у многих ботаников. Так, например, в 1952 г. был напечатан определитель М. Л. Невского «Флора Калининской области», изданный в 300 экземплярах. Ясно, что при таком тираже книга не сможет принести должную пользу.

Нам представляется, что более целесообразным было бы издавать определители не для одной области, а для более обширного района с определенными сходными природными, климатическими и почвенными условиями. В качестве положительного примера можно привести определитель И. А. Перфильева «Флора Северного края», изданный в 1936 г. и расчитанный на Архангельскую и Вологодскую области и Коми АССР. Определитель Ярославской области целесообразно было бы подготовить для трех обрастей: Ярославской, Ивановской и Костромской, имеющих между собой много общего. Растительность этих областей в прошлом изучалась во взаимной связи. Почти половина территории Ивановской области образована за счет территории бывшей Костромской губернии, флора которой в целом изучалсь А. Е. Жадовским, А. Н. Островским, И. Ф. Мейснером, Н. Бекаревичем и другими. В течение длительного времени, когда еще не была организована Костромская область, вплоть до 1944 г., многие ее западные районы (Костромской, Нерехтский, Чухломский, Нейский, Судайский и ряд других) входили в состав Ярославской области и изучались ботаниками Ярославской области, в частности, Н. И. Шаханиным и другими. Кроме того, некоторая часть бывшей Костромской губрении (ныне бóльшая часть Некрасовского района Ярославской области) отошла в Ярославскую область и изучалась теми же костромскими ботаниками Н. Бекаревичем, И. Ф. Мейснером и другими. Написание одного общего определителя дало бы возможность установить контакт между ботаниками, работающими в этих областях, увеличило бы спрос на книгу с соответствующим увеличением тиража в 2—3 раза и в большей мере восполнило бы имеющийся недостаток в определителях.

Конечно, и рассматриваемый нами определитель растений Ярославской области можно и нужно использовать при определении растений в Костромской и Ивановской областях, хотя нужно учитывать, что пользующиеся книгой не найдут в нем растений, характерных для Костромской области, таких как букашник горный *Jasione montana* L., княжик сибирский *Atragene sibirica* L., ель сибирская *Picea obovata* Ldb. и ряда других, а также многих заносных, подчас значительно распространенных растений, которые также есть в Костромской области и отсутствуют в Ярославской.

В организации работы по изданию определителей значительное влияние мог бы оказать Ботанический институт АН СССР. Природные условия и растительность СССР к настоящему времени достаточно изучены, чтобы можно было провести соответствующее районирование и дать рекомендации на предмет написания определителей растений в расчете на естественные природно-растительные районы. При таком подходе к делу можно было бы иметь определители более полноценные, издавать их большими тиражами, сделать их более доступными.

Материал в рассматриваемом определителе расположен по устаревшей системе Энглера. Филогенетическую систему Энглера, основанную на псевдантиевой теории происхождения цветка, мало кто разделяет из советских ботаников в настоящее время. Известно, что среди советских ботаников доминирующее положение в настоящее время занимает филогенетическая система растений Гроссгейма, основанная на эуантовой теории происхождения цветка, другая часть систематиков принимает иные системы, основанные на той же эуантовой теории. Большинство работ по систематике растений последнего времени написаны по системе Гроссгейма, в том числе и принятый в Ярославском педагогическом институте в качестве одного из основных учебных пособий по систематике растений учебник для педагогических институтов М. В. Культиасова «Ботаника», часть 2-я, систематика растений, 1955. Ссылка на стр. 3 на то, что по системе Энглера расположены Флора СССР и «Определитель» Маевского (1940) не является убедительной. Дело в том, что филогенетическая система Гроссгейма была предложена в 1945 г., а Флора СССР начала издаваться в 1934 г., когда еще система Энглера занимала доминирующее положение. Определитель Маевского, изданный в 1940 г. по системе Энглера, был переиздан в 1954 г. уже по новой системе. В предисловии к его новому изданию указано: «Наконец, было сочтено нужным расположить семейства не по устаревшей системе Энглера, как в предыдущем издании, а в порядке, принятом в наиболее распространенных советских учебниках ботаники для вузов, но с некоторыми исправлениями» (П. Ф. Маевский, Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 8, 1954, стр. 4).

Приходится пожалеть, что в рассматриваемом определителе синонимика видов не дается. Те синонимы, которые широко известны, следовало бы привести, это внесло бы бóльшую ясность в пользование определителем.

По замыслу составителей, определитель включает в себя как дикорастущие, так и культурные растения области. Но видов культурных растений в книге приведено мало и полностью состав культурной растительности области в определителе не отражен. Пропущены такие широко распространенные в колхозах и совхозах области растения, как например клевер красный культурный и, в частности, его северная форма — *Trifolium sativum* Cromb. ssp. *serotinum* Bobr., клевер красный позднеспелый, ростун (см. Флора СССР, т. 11, стр. 252, № 7189), подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L.; отсутствуют очень многие широкораспространенные декоративные растения: лилия тигровая *Lilium tigrinum* Ker-Gawl., лилия чистобелая *L. candidum* L., луковицы которых зимуют в грунте, шпажник *Gladiolus segetum* Ker-Gawl., левкой *Matthiola incana* R. Br., георгина *Dahlia pinnata* Cav., ноготки *Calendula officinalis* L., петунии *Petunia* spp., астры *Aster* spp., львиный зев *Antirrhinum majus* L., спирея *Spiraea chamaedryfolia* L. и многие другие.

Очевидно, ввиду ограниченности объема определителя, в нем не приводится список литературы по флоре Ярославской области. А такой список всегда очень необходим, он ориентирует пользующихся определителем на глубокое ознакомление с флорой области, с историей ее изучения.

Очень много по изучению растительности Ярославской области сделал Николай Иванович Шаханин, долго работавший в Ярославском педагогическом институте. Он оставил после себя довольно много напечатанных и рукописных работ, в том числе полный список дикорастущих растений Ярославской области. Труды Шаханина, надо полагать, оказали очень большую помощь авторам в написании определителя Ярославской области. На наш взгляд, об этом следовало бы сказать в предисловии или во введении, чтобы изучающие местную растительность не забывали имя Шаханина, крупнейшего исследователя-флориста Ярославской и частично Костромской областей.

В заключение можно сказать, что «Определитель растений Ярославской области», подготовленный сотрудниками кафедры ботаники Ярославского педагогического института, несмотря на отмеченные теневые его стороны, явится ценным пособием по изучению растительности не только в Ярославской, но и в соседних с ней областях. Есть основание утверждать, что спрос на определитель быстро превысит его тираж и встанет вопрос о его переиздании. При втором издании необходимо учесть высказанные в настоящей рецензии замечания и пожелания, цель которых содействовать улучшению этого ценного пособия.

П. И. Белозеров.

Костромской педагогический институт им. Н. А. Некрасова.

(Получено 2 II 1963).

УДК 019.941 : (022) : 581.9 : 001.2

S. A. Cain a. G. M. O. Castro. Manual of Vegetation Analysis. Harper a. Broth. Publ. New York, 1959, 325 p. (**С. А. Кэйн и Г. М. О. Кастро.** Руководство по анализу растительности. 1959).

Основной автор руководства Стенли Кэйн является известным американским исследователем. Он изучал флору лесов Скалистых гор, широколиственные леса Северной Америки, пустошную, болотную и степную растительность США, разрабатывал ряд вопросов по методике описания растительности, исследовал синузиальную структуру сообществ, занимался изучением жизненных форм растений. В последнее время Кэйн изучал тропические леса Амазонки, где он работал вместе с бразильским ботаником Оливера Кастро. В результате совместной работы у них и возникла мысль написать руководство по методам геоботанических исследований.

Кэйн, согласно П. Д. Ярошенко («Геоботаника», 1960), принадлежит к числу тех геоботаников англо-американской школы, которые отвергают объективную реальность

ассоциации, присоединяясь в этом отношении к Глизону (H. A. Gleason), Кэртису (J. T. Curtis), Виттекеру (R. H. Whittaker) и Иглеру (F. Egler). Но в отличие от них Кэйн все же считает, что принятие ассоциации как типологической единицы может быть полезным. В этом отношении его взгляды созвучны с последними высказываниями Л. Г. Раменского, который в конце концов начал признавать возможность выделения типологических единиц, приближающихся к ассоциациям.

Основную задачу руководства авторы видят в уяснении фитоценологической, по их терминологии — социологической, техники и сознательно не вдаются в разбор взаимоотношений растительности со средой. Они подчеркивают, что основное внимание при геоботанических работах должно быть обращено на исходные теоретические концепции, а не на методы сбора данных или производство описаний; авторы высказывают сомнение в возможности применения метода пробных площадей ко всем формам растительного покрова как с ясно различимыми границами, т. е. к прерывистому покрову, так и к покрову без отчетливых границ между сообществами.

Как отмечают Кэйн и Кастро, в большинстве природных зон история изучения растительности начиналась с применения рекогносцировочного метода. Им в совершенстве овладели опытные геоботаники, много путешествовавшие в разных странах. Именно лишь в таких опытных руках, согласно авторам, этот метод дает много для познания растительности. Этот метод, по их мнению, позволяет использовать понятие «растительная ассоциация», молчаливо допуская ее реальность, и дает возможность строить классификационные системы растительности, единицы которых коррелируют с климатическими условиями, начиная от больших ботанико-географических областей и кончая микроассоциациями. В результате, отмечают они, создаются различные системы классификаций, базирующиеся то на флористических, то на физиономических, то на динамических, то на топологических, то на биологических признаках.

Авторы считают, что основные недостатки рекогносцировочного метода заключаются в его субъективной природе, связанной с индивидуальностью исследователя, в невозможности проверки полученных результатов и в общей концепции сообществ, на которой он базируется. С другой стороны, они подчеркивают, что метод измерения количественных показателей в комбинации с хорошей техникой сбора образцов может быть строго объективным и давать сравнимые результаты. Однако они делают оговорку, что не всякий анализ растительности должен быть количественным. Во многих случаях растительность так сложна, что аналитические данные, получаемые методом определения количественных показателей, ставят перед исследователем непреодолимую преграду.

Во второй главе разбираются вопросы флористики и флористической географии растений. Здесь же рассматривается понятие «растительное сообщество» (plant community) как организованный комплекс, имеющий типичный состав (флористический аспект) и структуру (морфологический аспект), являющиеся результатом взаимодействий растений во времени. Авторы различают конкретное сообщество (stand) и тип сообщества, говоря о конкретной или индивидуальной ассоциации в первом случае и абстрактной ассоциации — во втором.

Третья глава посвящена проблеме сообщества. Термин «сообщество» (community), с точки зрения авторов, является общим, применяемым для выделения фитоценологических единиц любой степени протяженности и сложности, начиная с простейших синузий и кончая наиболее сложным сообществом. Приводится определение сообщества В. В. Алехина 1926 года и дается классификация растительных группировок по Алехину. Далее даны определения сообщества Вангерином (W. Wangerin), Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet), Клементсом (F. E. Clements); приводится характеристика сообщества Глизоном. Указывается, что сообщество представляет определенную степень единообразия по составу и структуре внутри своего ареала. Оно имеет границы и определенную протяженность, причем границы должны существовать как во времени, так и в пространстве. Тип сообщества объединяет несколько сходных по составу и структуре сообществ. Синузия рассматривается как структурная часть сообщества, состоящая из одной или нескольких близких по экологии жизненных форм, произрастающих совместно. Ярус трактуется как частный случай синузии. Комплекс синузий, одновременно встречающихся на одной и той же территории, называтся фитоценозом (phytocoenosis). Это обычное понимание сообщества большинством американских геоботаников. Следует отметить также, что авторы механистически рассматривают синузии как органы фитоценоза, который выступает по отношению к ним как организм.

Далее авторы различают аналитические и синтетические понятия. Первые применимы к конкретному сообществу и делятся на качественные (социабильность, жизненность, периодичность и динамичность) и количественные (число, ареал, частота). Числом выражается обилие, покрытие, встречаемость. Вторая категория понятий, синтетических, включает постоянство (присутствие), константность, верность. Они применяются к ассоциации (типу сообществ). Затем разбирается синузиальная структура растительности на примерах Хульта (R. Hult,) Гамса (H. Gams), Липпмаа (T. Lippmaa) и Каяндера (A. K. Cajander). Приводится высказывание Иглера, считающего вопреки мнению большинства исследователей, что на одной и той же территории в одно и то же время может существовать, не одно, а несколько сообществ (так называемые ярусные сообщества) и в разное время — также несколько сообществ (сезонные сообщества). Сезонные синузии и ярусы возводятся Иглером в ранг сообществ.

Рассматривая использование синузий при классификации растительности, авторы приводят примеры Р. Хульта, Б. А. Келлера, В. Н. Сукачева, Н. Я. Каца, В. В. Алехина. Говоря о гомологических сериях Каца, Кэйн отмечает, что применение этих серий возможно лишь для северных лесов и неприемлемо («ужасно») для тропических лесов с их богатой флорой. На примере еловых лесов Скалистых гор Кэйн пытается показать, что если следовать системе Каца, то там якобы можно выделить 1024 ассоциации. Однако это не так. Кэйн взял число всех возможных сочетаний многих видов из различных ярусов еловых лесов. В природе же не все математически возможные сочетания будут встречаться. Это видно и на примере таблицы гомологичных серий близнецовых ассоциаций Каца, приводимой Кэйном.

В четвертой главе рассматривается деление растительности на крупные типы по Вармингу (E. Warming), Друде (O. Drude), Брокман-Ерошу (H. Brockman-Jerosch) и Рюбелю (E. Rübel). Особое место уделено тропическим типам растительности. Что касается выделения ассоциаций тропического дождевого леса, то даже наиболее осторожные из современных геоботаников считают, что понятие ассоциации приложимо и к дождевому лесу, если применять этот термин к зрелым, стабильным сообществам. Количество ассоциаций в тропическом лесу до сих пор неизвестно. Приводятся примеры четырех описанных Ричардсом (P. W. Richards) и Дэйвисом (T. A. W. Davis) ассоциаций тропического дождевого леса. Здесь же анализируется флористический состав тропического леса, приводятся данные различных исследователей, в том числе для Бразилии дается описание пробной площади размером в 3.5 га, произведенное Пиресом (J. M. Pires), Добжанским (T. Dobzhansky) и Блейком (G. A. Black).

В заключение этой главы авторы приходят к выводу о невозможности количественного изучения тропического леса, считая, что осуществимо лишь местное, локальное исследование, которое часто бывает необходимо для практических целей.

Если в упомянутых главах затрагивались общие вопросы фитоценологии и рассматривались особенности тропического дождевого леса, то следующие главы посвящены анализу растительности. В самом начале пятой главы авторы указывают, что методы ее анализа должны быть строго подчинены задачам и целям исследования и соответствовать его этапам. Особенно это касается количественных методов, к которым стремятся все науки по мере их прогресса. Авторы указывают, что иногда стремление к количественным методам превращается в фетишизм и не только лишено значения, но приводит к заблуждениям и ошибкам. При изучении такого сложного природного явления, каким является растительность, совершенно недопустимо порабощение исследователя методами.

Далее рассматривается метод единичной пробной площади, широко применяемый европейскими геоботаниками; приводятся примеры определения минимального размера пробной площади. Указывается на основной недостаток этого метода — большую субъективность в размещении пробных площадей и малую статистическую значимость получаемых данных. Авторы считают, что этот метод применим лишь при экологических исследованиях и противопоставляют ему метод множественных пробных площадей, который дает возможность случайно располагать пробные площади. Более полную случайность в распределении пробных площадей дает рендомизированный способ по сравнению с регулярным. Если при регулярном способе площадки располагаются на строго определенных расстояниях друг от друга в шахматном, линейном или в какомнибудь другом порядке, то при рендомизированном или строго бессознательном отборе пробных площадей используют случайные числа и координатную сетку. Для такого отбора в поле авторы советуют пользоваться колодой игральных карт, вместо таблицы случайных чисел. Метод множественных пробных площадей наиболее распространен у американских исследователей. Линейный и полосный методы также широко применяются при описании растительности, в частности, лесоводами США.

Излагаются и некоторые менее распространенные методы изучения растительности: измерение расстояний между растениями, изучение по экологическому профилю, картирование на мелких квадратах. Говорится о применении маленьких пробных площадок квадратной и линейной формы, а также о трансектах и их редукции до простой линии перехвата, когда учитывается лишь касание растений одной линии. Разбирается вопрос о точечных образцах в результате редукции квадрата до минимального размера.

Хотя авторы считают, что следует предпочитать рендомизированные образцы всем прочим способам распределения проб, тем не менее они указывают, что практически обеспечивает достаточную точность и более удобно в поле простое регулярное распределение пробных площадей по всей площади фитоценозов, за исключением его краевых частей, в которых они не рекомендуют закладывать пробные площади.

Далее разбираются беcплощадочные методы сбора образцов, в том числе применяемый австрийскими лесоводами метод Биттерлиха.

Шестая глава затрагивает проблему числа. Здесь рассматриваются такие понятия, как обилие и плотность, сравниваются различные шкалы обилия и плотности, приводится пример комбинированных шкал обилия—жизненности—покрытия.

В седьмой главе решается проблема узора, которая авторами практически сводится к определению частоты встречаемости видов в фитоценозе. Указывается на различие в методах определения встречаемости американскими авторами и Раункиером (C. Raunkiaer).

В свое время Кэйном были предложены размеры пробных площадочек для определения встречаемости видов в различных синузиях (моховом покрове, травяном ярусе, среди кустарников и деревьев различной величины). В отличие от большинства исследователей, которые изучали влияние числа площадок на получаемую величину встречаемости, Кэйном была показана зависимость встречаемости от размеров площадок. Приводятся данные Бормана (F. H. Bormann), показывающие, что на встречаемость влияет и форма площадок. Наиболее эффективными считаются длинные площадки —

трансекты. Анализируя связь между встречаемостью и плотностью, Кэйн указывает, что здесь нет прямой пропорциональности, так как растения чаще всего распределены ни дисперсно, ни рендомизированно.

В конце этой главы снова разбирается вопрос о минимум-ареале и способах определения минимальной площади для характеристики растительности. Кэйн показывает, что если зависимость числа видов от площади изобразить на полулогарифмической бумаге, она будет прямой, хорошо отражая флористическое богатство и гомогенитет сообщества; это показывает, что отношение числа видов к площади есть функция не только их числа, но и дисперсии, мозаичности сообщества. Используя формулу Глизона, авторы приводят пример того, как можно математически, через число видов на определенном ограниченном количестве рендомизированно выбранных учетных площадок, определить мозаичность и общее число видов на любой площади мозаичного участка.

Восьмая глава посвящена проблеме доминирования и касается главным образом покрытия растительности. Рассматривается вопрос о доминантах и кодоминантах, приводятся примеры различных типов доминирования: экологического (по листовому покрытию, проекции крон, площади оснований растений), физиономического (по степени сомкнутости), семейственного (по преобладанию видов определенных семейств). Разбираются способы определения площади оснований растений в лесоводстве, луговодстве. На примере сообществ южной Африки, изученных Адамсоном (R. S. Adamson), проводится мысль о физиономическом доминировании как господстве определенной жизненной формы, когда в условиях богатой флоры наблюдается высокая степень взаимозаменяемости видов одной жизненной формы внутри сообщества.

В девятой главе авторы опять возвращаются к рассмотрению размера пробной площади и различных методов взятия образцов. Приводятся данные исследований Кэйна о зависимости получаемых результатов от размера квадрата. Рассматриваются метод линейного пересечения и точечно-контактный метод.

Значительный интерес представляет десятая глава, где обсуждается применение в геоботанике различных комбинированных характеристик сообщества. В качестве примера такой характеристики сообщества использована шкала обилия и покрытия Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet). Здесь же приводится сводная таблица ассоциаций, составленная Браун-Бланке, и дается анализ характерных видов, по которым выделяются альянсы, порядки и классы. Рассматривается метод Дансеро (P. Dansereau), в соответствии с которым одновременно учитывается обилие видов в отдельных пятнах, латках и в целом на всем участке, т. е. наряду с обилием определяют и характер размещения видов. Авторы обращают внимание на использование индексов для комбинированных характеристик сообществ. В частности, они видят новое и перспективное в применении индекса DFD (density—frequency—dominance) для изучения фитоценотической роли отдельных видов в сложных сообществах тропического леса. Этот индекс представляет собой сумму показателей густоты, покрытия и частоты встречаемости.

При изучении лесного континуума Кэртисом и Макинтошем (J. T. Curtis, R. P. McIntosh) был использован «индекс оценки важности вида» — IVI (importance value index), который представляет собой разновидность индекса DFD. Кэйн и Кастро считают, что применение этого индекса очень полезно при выделении ведущих видов в случае неясного доминирования и отсутствия резких границ между сообществами. Авторы использовали индекс IVI для установления ведущих видов в экваториальном лесу Бразилии, где простым осмотром их выявить не удается. Графическое изображение распределения ведущих видов в таком сообществе, на наш взгляд, ничем не отличается от распределения видов в экологическом ряду Л. Г. Раменского.

Дальнейшим развитием техники комбинированных единиц, как считают авторы, явилось введение Кэртисом и его коллегами индекса «числа климаксовой адаптации» (CAN-climax adaptation number), показывающего степень близости данного сообщества к климаксу. Для этой цели используют тот же индекс IVI, но все виды по величине этого индекса располагают по 10 баллам соответственно степени близости к климаксу. Кэйн критикует выражение «климаксовое приспособительное число» (CAN) Кэртиса, так как один и тот же вид в разных зонах будет находиться на разных стадиях сукцессионного ряда. Кэйн предлагает заменить этот термин выражением «индекс экологического ряда».

Еще более сложной величиной является предлагаемый Кэртисом «индекс растительного континуума», представляющий производное от числа климаксовой адаптации и индекса значимости для каждого вида сообщества. Максимально возможная величина этого индекса континуума 3000 (IVI 300×CAN 10). Авторы считают, что концепция континуума и техника получения индекса континуума являются очень важным приобретением науки для анализа растительности, и что это ставит под сомнение традиционные концепции формальной (как они выражаются) фитоценологии. В частности, подвергается сомнению объективность существования обычных ассоциаций. В этом отношении Кэйн и его соавтор соглашаются с гипотезой индивидуалистической ассоциации Глизона.

Казалось бы, что именно здесь и должны были авторы показать, что же такое континуум и его отношение к обычно выделяемым дискретным фитоценозам. Однако в этой главе мы не находим никаких других методов выделения континуума, кроме математического манипулирования со многими показателями и выведения довольно искусственного индекса континуума. Более простым и гораздо лучше разработанным методом выявления распределения растений в сообществах в связи с изменениями среды является давно известный метод экологических шкал и рядов Л. Г. Раменского, о котором авторы совершенно умалчивают.

Нам кажется, что в самом применении математического метода в том простейшем виде, как он используется американскими геоботаниками при анализе растительности, заложены принципиальные методологические ошибки. Абсолютизация непрерывности растительного покрова приводит их к разбрасыванию вслепую многочисленных мелких площадок по всей изучаемой площади, что при дальнейшей математической обработке приводит к усреднению показателей и признанию того, что почти всюду можно наметить переходы от одного сообщества к другому. При этом не ставится вопрос, что характер этих переходов может быть качественно различен. В связи с этим сами авторы руководства, когда они рекомендуют рендомизированно намечать места пробных площадей по всей территории с помощью игральных карт, тут же оговариваются, что площади, попавшие на границу сообществ, не следует в дальнейшем включать в обработку. Это говорит о том, что фактически они выделяют сообщества в природе по их реальным границам и на практике имеют дело с дискретными объектами. Метод отбрасывания краевых проб, нетипичных участков, к сожалению, практикуемый рядом специалистов, применяющих статистическую обработку материалов, глубоко противоречит самому методу рендомизированного отбора и концепции континуума.

Далее в этой главе авторы приводят примеры графического изображения ряда аналитических характеристик сообществ, например фитографа Лютца (H. J. Lutz), где на лучах полигональной фигуры откладываются величины густоты, покрытия, частоты, встречаемости и классов размеров растений. Этот метод может с успехом быть использован для графического показа биогеоценотической роли видов в ценозах. Также может найти широкое применение метод диаграмм ярусного покрытия.

В заключение главы приводится комплексная структурно-физиономическая классификация растительности Дансеро, в которой учитывается ряд показателей: жизненная форма, размер листьев, покрытие, сроки жизнедеятельности листвы, форма и текстура листьев. Авторы руководства относятся к ней скептически и считают возможным ее применение лишь при беглых ботанико-географических исследованиях.

В одиннадцатой главе выясняется значение теоретических концепций при анализе растительности. Особенно подробно разбираются понятия постоянства и константности. Здесь же приводится наглядная схема, позволяющая отличать константность, постоянство и встречаемость.

Очень подробно рассматривается понятие верности видов, широко применяемое европейскими геоботаниками школы Браун-Бланке. Дается критика выделения ассоциаций и их объединений в альянсы, порядки и т. п. по характерным видам. Причину популярности школы Браун-Бланке авторы видят в том, что характерные виды являются хорошими индикаторами местных условий и сингенетических смен.

Последняя, двенадцатая, глава касается вопросов, связанных с жизненными формами и размерами листьев. Разбираются классификация жизненных форм по Раункиеру, его биологические спектры и их связь с климатическими условиями. Приводятся интересные данные Кэйна о спектре жизненных форм весенней синузии широколиственных лесов, показаны различия спектров для одной и той же территории, составленных по данным покрытия и постоянства. Рассматривается классификация размеров листьев и приводятся данные Кэйна по изучению размеров и формы листьев бразильского тропического леса.

В конце работы приводится словарь терминов по фитоценологии и географии растений (236 терминов) и список цитированной литературы, насчитывающий 425 источников. Следует отметить, что из русских исследователей указаны лишь В. В. Алехин, Н. Я. Кац, В. Н. Сукачев, Б. А. Келлер и Н. И. Вавилов. Цитируются работы русских авторов, опубликованные только на иностранных языках, и все они очень давние (1925, 1926, 1929 гг.). Совершенно не упоминаются работы Л. Г. Раменского, А. А. Уранова и других русских и советских геоботаников, применявших математические методы при анализе растительности. К недостаткам руководства следует отнести и отсутствие анализа исследований Гопкинса (B. Hopkins) и Фриза (D. M. de-Vries), использовавших математические методы для выяснения сопряженности и корреляции видов в сообществах.

Слабым местом работы является недостаточный показ приемов обработки имеющихся материалов, основной упор сделан на сбор полевых данных.

Концепция континуума, сторонниками которой являются авторы, слабо подтверждается их собственными исследованиями. Следует также отметить, что применяя различные методы анализа растительности к тропическому лесу, авторы не смогли в нем разобраться и пришли к признанию невозможности его познания. В этом отношении предыдущие исследователи Р. Ричардс, Д. Бирд (P. W. Richards, J. S. Beard) и другие дали больше для фитоценологического расчленения тропического леса.

К недостаткам руководства следует отнести некоторую разбросанность в изложении различных вопросов по разным главам и многократные повторения.

В целом руководство Кэйна и Кастро представляет интерес для советских геоботаников, так как знакомит с теоретической позицией современных американских геоботаников и методами, применяемыми ими при анализе растительности. Это руководство заслуживает перевода и опубликования на страницах советской печати.

Ю. Н. Нешатаев.

Ленинградский Государственный университет.

(Получено 10 IX 1963).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

КАРЛ ЮХАНОВИЧ ЭЙХВАЛЬД

(к 75-летию со дня рождения)

20 февраля 1964 г. исполняется 75 лет со дня рождения известного эстонского ботаника, флориста, систематика, фитогеографа и активного деятеля на поприще охраны природы Карла Юхановича Эйхвальда. В жизни К. Ю. сочетается страстный интерес к природе с неутомимым целеустремленным трудом. Рассказать об его научном пути поучительно, особенно для нашей молодежи. Его жизнь наглядно показывает, через какие трудности и лишения должны были пройти многие наши старшие товарищи по работе, какую они должны были иметь любовь к науке, чтобы добиться своей цели.

К. Ю. родился 20 февраля 1889 г. в южной Эстонии, в Рынгуской волости, в семье откупившего себе свободу крепостного крестьянина. Но чего стоила эта свобода для семьи Эйхвальдов! С раннего утра до позднего вечера тяжелый бесконечный труд, чтобы заплатить за землю, прокормить семью. Казалось, какие умственные интересы могут возникнуть при такой жизни, но они все же появились. В это время в пос. Рынгу жил дядя К. Ю., также Карл Эйхвальд, землемер по профессии. Он был для того времени образованным человеком, много читал, собирал и определял растения. Местная интеллигенция собиралась часто у аптекаря А. Каарта. Здесь бывал известный эстонский поэт Эрнст Энно (1871—1934), землемер Карл Эйхвальд и др. Бывал в этом кругу и молодой Эйхвальд и слушал беседы старших, в которых ему многое было непонятно, но эти беседы что-то затронули в душе и уме мальчика. Он начал усердно читать. Попросил у дяди определитель растений. Дядя дал ему старинное (1839 г.) издание определителя Кюрье. Теперь мальчик проводил все свои свободные минуты за определителем. Как трудно было начинать! Бывало он плакал, когда десятки попыток определить какое-нибудь обыкновенное растение никак не удавались. Но он начинал все заново. И какая была радость при успехе!

Первоначальное образование К. Ю. получил в Рынгуской приходской школе. Успешная учеба юноши побудила родителей дать ему лучшее образование, и в 1902 г. они послали сына в «большой город» — Тарту. К. Ю. поступил в гимназию Хуго Треффнера. Началась интересная, но материально чрезвычайно трудная, очень бедная жизнь. Уже вырисовывалась возможность окончить гимназию, когда весной 1904 г. пришла весть от родителей: денег посылать больше не можем. . . Пришлось учебу прекратить, К. Ю. возвратился домой и в течение 17 лет работал крестьянином. Он продолжал интересоваться растениями, по вечерам много читал, и мечта получить образование, послушать лекции ботаников — профессоров университета у него осталась. В 1922 г. он опять собирается в Тарту, поступает вольнослушателем в университет. Кафедрой ботаники заведовал в то время проф. Э. Шпор — неплохой ботаник, но будучи остзейцем, он высокомерно-снисходительно относился к эстонской интеллигенции. Одаренность и большой интерес к науке К. Ю. были очевидны. Но Шпор ничего не предпринимал, чтобы изыскать возможности для применения способностей К. Ю. к ботанике. Случайные работы в Институте ботаники [1] университета с почасовой оплатой не могли материально обеспечить молодого человека. К. Ю. опять возвращается в деревню.

В 1930 г. в Институте ботаники произошли перемены. Директором его становится проф. Теодор Липпмаа, вместе с которым К. Ю. в начале 20-х годов слушал лекции в университете. От зоркого глаза Липпмаа не укрылись способности Карла Юхановича. В июне 1930 г. он приглашает Эйхвальда на должность консерватора Ботанического музея. В жизни последнего это означало полный переворот. Теперь К. Ю. становится штатным ботаником, сотрудником Т. Липпмаа — известного геоботаника, эколога, биохимика и фитогеографа. Он приводит в порядок большой эстонский гербарий, составляет превосходно оформленные эксиккаты «Эстонские растения» (всего 200 видов). Два первых выпуска он подготовил совместно с Липпмаа, а третий и четвертый выпуски самостоятельно. Кроме того, он усердно изучает флору различных частей Эстонии, создает большой гербарий (всего им собрано и смонтировано свыше 10 000 листов эстонского гербария).

Первые печатные работы К. Ю. появляются в 1924 г. Это статьи в журнале «Лоодус» («Природа») об истории изучения лихенофлоры Эстонии и о происхождении низинных и верховых болот. Регулярно начинают печататься его работы с 30-х годов. Он составляет обзоры растительного покрова уездов Валгамаа, Вильяндимаа и Сааремаа (для соответствующих уездных монографий), пишет руководство для собирания растений. К. Ю. является постоянным сотрудником Эстонской энциклопедии, где печатаются сотни его заметок на ботанико-географические, систематические и другие темы. Издаются и его интересные работы, посвященные фитогеографии отдельных видов флоры Эстонии, особенно таких, которые имеют границы своего ареала в самой Эстонии или вблизи от нее (*Rubus arcticus*, *Equisetum scirpoides*, *Thesium ebracteatum*, *Pleurospermum austriacum*, *Crepis praemorsa*, *Pulmonaria angustifolia*, *Peucedanum oreoselinum* и др.). Он пишет также много рецензий и биографических статей (о таких ученых, как Купффер, Юксип, Липпмаа, Молиш, Варбург, Кахо, Ф. Берг, Линкола, Раункиэр, Шретер, Брокманн-Ерош и др.). В журнале «Ээсти Лоодус» («Природа Эстонии») в 1937 г. появляется его рецензия на первые семь томов «Флоры СССР». В этой статье он дает высокую оценку гигантскому труду советских ботаников.



После восстановления советской власти в Эстонии (в 1940 г.) К. Ю. получает должность старшего научного сотрудника в Тартуском государственном университете (ТГУ). В 1945 г. начинается подготовка к составлению многотомной «Флоры Эстонской ССР». Вместе с проф. А. Я. Вага К. Ю. является главным автором первых томов этого большого (по плану 11-томного) труда. В первом томе (1953 г.) им составлен большой раздел голосемянных растений (120 стр.), во втором томе (1956 г.) он обработал семейство розоцветных (300 стр.) и в третьем томе — мальвовых. К настоящему времени К. Ю. закончил обработку большого семейства осоковых, которая будет вскоре опубликована в X томе «Флоры Эстонской ССР».

В послевоенные годы в Советской Эстонии еще больше расцвели творческие силы К. Ю. Он пишет ряд оригинальных статей: «К эволюции ежевик бореального типа» (1952 г.), «К распространению в Эстонской ССР видов рода *Jalinsoga*» (1953 г.), «Ежевика Траншеля в свете мичуринской биологии» (1953 г.), «Натурализация нарциссы желтой в восточной Эстонии» (1957 г.), «Современное состояние флористического и фитогеографического изучения Эстонской ССР и его дальнейшие задачи» (1958 г.), «Погремок эзельский *Rhinanthus osiliensis* (Ronn. et Saars) Eichw.» (1960 г.), «О работах Т. Липпмаа в области флористики и фитогеографии» (1961 г.) и др. Но главным его трудом является монография «Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы» (1959 г.). В этом обстоятельном труде К. Ю. дает широкую картину филогенеза 14 видов ежевик. Особенно детально рассмотрен филогенез видов ряда *Fragarioides* Eichwald и *Arctici* Focke. Работа имеет большое теоретическое значение, в ней делается также и ряд практических выводов (в отношении возможностей использования изученных видов в селекции).

Много лет уже трудится К. Ю. на кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ. Здесь при его активном участии подготовлены молодые кадры советских ботаников. Молодые сотрудники и ученики К. Ю. защитили кандидатские диссертации и получили ученые степени и звания, а К. Ю. оставался все тем же скромным «рядовым ботаником». Он ничего не предпринимал, чтобы продвинуться по «официальной» лестнице науки. В 1957 г. сотрудники кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ решили обратиться в ВАК с просьбой допустить К. Ю. к защите диссертации. 28 января 1959 г. в актовом зале ТГУ состоялась защита кандидатской диссертации К. Ю. Эйхвальда на тему «Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы». Защита прошла настолько успешно, что диссертанту была присвоена ученая степень доктора биологических наук.

Сейчас К. Ю. Эйхвальд — профессор кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ. Он ведет большую педагогическую работу, читает курсы «Местной флоры» и «Охраны природы», руководит лабораторными работами и практикумами студентов и

[1] В то время кафедра систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета называлась Институтом ботаники.

т. д. К. Ю. неутомимо ведет научную работу (его перу принадлежит свыше 140 печатных работ), обрабатывает самые сложные семейства для «Флоры ЭССР», составляет монографию «Анализ флоры Эстонии». Он является соавтором эстонских учебников по ботанике и по основам охраны природы. Много внимания К. Ю. уделяет популяризации научных знаний, особенно в целях охраны и рационального использования природы.

К. Ю. — активный общественный деятель. Он является членом Комиссии по охране природы АН ЭССР, членом четырех ученых советов. Много лет он работал председателем секции ботаники Общества естествоиспытателей Эстонской ССР, членом которого является с 1923 г. В 1960 г. К. Ю. был избран почетным членом этого общества.

К. Ю. Эйхвальду 75 лет. Эту дату он встречает полный энергии и творческих сил. Пожелаем же ему еще много лет служить любимой науке и своей Родине.

Х. Х. Трасс.

Тартуский государственный университет.

(Получено 1 VII 1963).

УДК 92

АЛЕКСАНДР ВАЛЕНТИНОВИЧ ВАСИЛЬЕВ

(к 60-летию со дня рождения)

1 октября 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 35 лет научной, педагогической и общественной деятельности заслуженного деятеля науки Грузинской ССР, доктора биологических наук, профессора Александра Валентиновича Васильева.

А. В. родился в 1902 г. в сел. Лопухово Саратовской области в семье служащего. В 1926 г. он окончил Среднеазиатский государственный университет (САГУ) по фитотехническому циклу сельскохозяйственного факультета и специализировался в области ботанической географии, дендрологии, интродукции и акклиматизации растений.

В 1923—1924 гг., еще в студенческие годы, А. В. совершил ботаническое путешествие по маршруту Ташкент—Баку—Тбилиси—Батуми—Сочи—Ялта—Одесса, собрал гербарий субтропических деревьев и кустарников, познакомился с флорой и растительностью Грузии и Черноморского побережья Кавказа и Крыма. Это и предопределило в значительной мере всю его дальнейшую деятельность в области субтропической дендрологии и интродукции растений.

В 1924—1926 гг. А. В. работал лаборантом при кабинете лесоводства САГУ под руководством Д. А. Морозова, затем практикантом на голодностепской и узбекистанской садовых опытных станциях, где под руководством Р. Р. Шредера выполнил дипломную работу на тему «Динамика углеводов косточковых пород».

С 1927 г. А. В. — научный сотрудник сухумского отделения Всесоюзного института ботаники и новых культур; здесь он работал по дендрологии с В. П. Малеевым и С. Г. Гинкулом. В 1928—1933 гг. А. В. — научный сотрудник Отдела декоративного садоводства Абхазской субтропической опытной станции (теперь Сухумский ботанический сад). С 1933 по 1941 г. он заведовал Отделом дендрологии Абхазского научно-исследовательского института (АбНИИ), который входил в систему Закавказского и Грузинского филиалов Академии наук СССР, а с 1940 г. вошел в состав Академии наук Грузинской ССР.

В 1933—1938 гг. А. В. руководил экспедициями в горной Абхазии по изучению систематического состава, распространения и запасов сырьевых ресурсов дикорастущих, в частности, пищевых растений, а позднее по изучению местных сортов культурных плодовых. В 1934 г. он принимал участие в работах лесного отряда абхазской геоботанической экспедиции Совета по изучению производительных сил и Ботанич ского института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) по дендрологическому обследованию заповедника «Рица—Ауадхара». В Сухумском педагогическом институте он преподавал ботаническую географию и физическую географию всего земного шара и СССР.

В 1938 г. в Ленинграде в Педагогическом институте им. А. И. Герцена он защитил диссертацию «Дикорастущие растения Абхазии» на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

В результате этих исследований оказалось возможным осуществить ряд практических мероприятий. Были разработаны методы культуры китайского гуттаперчевого дерева эвкоммии. Совместно с Д. С. Лакербай им были выявлены лекарственные свойства эвкоммии для лечения гипертонии. В г. Сухуми были осуществлены озеленительные работы.

С 1941 г. по настоящее время А. В. заведует Отделом интродукции растений Сухумского ботанического сада АН Грузинской ССР. После Великой Отечественной войны в течение ряда лет он проводил дендрологическое обследование древесных экзотов на территории Западной Грузии, включая нагорные районы. После исключительно суровой зимы 1949—1950 гг. А. В. провел учет повреждений морозами субтропических растений по всей Западной Грузии, в том числе в Абхазии. В результате указанных работ были подведены итоги интродукции и акклиматизации растений в субтропиках Западной Грузии за вековой период. Разработаны шкала этапов акклиматизации растений и схема дендрологического районирования Западной Грузии. На Всесоюзном совещании по акклиматизации растений в БИНе в 1953 г. А. В. сделал доклад об акклиматизации растений в Западной Грузии.

В 1956 г. А. В. в БИНе защитил докторскую диссертацию «Деревья и кустарники субтропиков Западной Грузии». Эта работа объемом в 55 печатных листов в четырех томах издана Сухумским ботаническим садом; она является капитальной сводкой по теории и практике интродукции свыше 1000 видов субтропических растений.

В 1959 г. Президиумом АН СССР А. В. в качестве специалиста по субтропическим растениям был направлен для оказания помощи строительству ботанических садов в Академию наук Китайской Народной Республики. По заданию Академии наук КНР он совершил ботанические экспедиции в горах Циньлин (северная граница субтропиков КНР), Дабашань и Омейшань, не посещавшихся ранее русскими и, в частности, советскими ботаниками; он поднимался и на г. Тайбашань (4060 м). В результате маршрутного изучения вертикального распространения деревьев и кустарников в горных лесах КНР были установлены амплитуды их распространения, что имеет важное значение для целей интродукции (результаты этих работ опубликованы в Трудах Сухумского ботанического сада и в Ботаническом журнале).



А. В. прочел курс лекций по субтропическим культурам в г. Сиань для научных сотрудников ботанических садов КНР (прибывших из восьми провинций Китая). Кроме того, им были сделаны доклады о субтропиках КНР и СССР в Сычуанском филиале АН КНР, в Шанхайском и Ханчжоусском университетах, в Ботанических институтах АН КНР в городах Пекине и Нанкине. Им собран и доставлен в Сухуми гербарий 350 видов китайских растений, дублеты которого переданы Тбилисскому ботаническому институту АН Грузинской ССР и Главному ботаническому саду АН СССР. А. В. привез из КНР семена свыше 100 видов субтропических растений, многие из них при проращивании дали всходы, которые высажены в открытом грунте (к числу их относятся: алангиум платанолистный, бинофия трехлистная, буддлея белоцветковая, доциния китайская, синоменпум острый, актинидия китайская и многие другие). В бассейне Сухумского ботанического сада в 1961 г. впервые в СССР и в Европе зацвел белый лотос, доставленный А. В. из г. Чэнду.

В итоге интродукции общее количество видов в дендропарке Сухумского ботанического сада достигло 820, в дендропитомнике — 120, в оранжереях свыше 550. А. В. создал гербарий древесных экзотов, состоящий более чем из 4500 листов.

А. В. является неутомимым исследователем горной природы Кавказа. Помимо плановых работ, он ежегодно проводил свой отпуск в горах, поднимался с альпинистами на Эльбрус и Софруджу, на абхазские вершины Чумкузба, Дзыхва, Хипста, Ах-Ибох и др. Через Главный Кавказский хребет им пройден целый ряд перевалов. Материалы наблюдений, сделанных в этих походах, частично опубликованы.

А. В. руководит подготовкой аспирантов, консультирует научных работников Батуми, Сочи, Киева, Ленинграда и других городов при подготовке диссертаций. Он осуществляет большую работу по популяризации ботанических знаний, читая лекции. А. В. является энтузиастом изучения советских влажных субтропиков и патриотом Сухумского ботанического сада, с которым он связал всю свою жизнь.

А. В. опубликовал более 80 научных работ, статей и заметок, в которых разрабатываются теоретические основы акклиматизации растений. Следует подчеркнуть значение работ А. В., впервые осветившего природные условия субтропиков КНР. Работы его отмечены грамотой и медалью Выставки Достижений народного хозяйства и почетной грамотой Верховного Совета Грузии. Многогранная и плодотворная деятельность его получила широкое признание.

Пожелаем Александру Валентиновичу многих лет крепкого здоровья и неутомимой деятельности на благо нашей Великой Родины.

П. Е. Рухадзе.

Сухумский ботанический сад
Академии наук Грузинской ССР.

(Получено 5 VI 1963).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.9 : (581)

О. Е. Агаханянц

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В АФГАНИСТАНЕ

(ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕНИЕ)

С 1 рисунком

В октябре-ноябре 1962 г. мне довелось совершить несколько поездок по Афганистану в составе интернациональной группы ученых. В эту группу входили: геологи — чл.-корр. АН СССР М. В. Муратов (СССР), проф. Абдулла-Хан (Афганистан), докт. А. Зиль (ФРГ); энтомологи — канд. биолог. наук О. Л. Крыжановский (СССР), докт. Али-Ага (Афганистан), докт. Э. Кулльман (ФРГ); геоботаник — канд. географ. наук О. Е. Агаханянц (СССР).

Помимо ближних экскурсий в Пагман, Хурд и окрестности Кабула, удалось совершить поездку по маршруту Кабул—Кундуз—Ташкурган—Пули-Хумри—Доаб—Бамиан—пер. Шибар—Горбанд—Чайрикер—Кабул и пересечь таким образом Западный Гиндукуш с севера на юг. Этот маршрут дал возможность проследить вертикально-поясные смены растительного покрова от южной части Таджикской депрессии (Афганский Туркестан) до долины р. Кабул, собрать доступный в осеннее время гербарный материал и составить представление о составе и характере основных растительных поясов.

Чтобы объяснить, какой интерес представляют собой полученные в результате поездок материалы, напомню, что Афганистан, особенно глубинные горные районы его, в ботанико-географическом отношении до сих пор считается одной из наименее изученных областей Азии. Основными трудами, характеризующими растительность страны, явились блестящие работы Н. И. Вавилова и Д. Д. Букинича (1929) и И. А. Линчевского и А. В. Прозоровского (1946). Первая работа охватывает широкий круг не только ботанических, но и сельскохозяйственных вопросов, которым уделено особое внимание. Вторая же основывалась на литературном материале, послужившем базой для чрезвычайно удачных экстраполяций от уже изученных смежных территорий советской Средней Азии. В интервале между этими двумя программными работами эпизодически появлялись публикации, касавшиеся частных геоботанических (Voigt, 1933; Kerstan, 1937; Haeckel, Troll, 1938) и флористических (Bornmüller, 1934; Федченко, 1938) вопросов.

Лишь в послевоенное время ботанические исследования Афганистана заметно оживились. Разрозненные, а иногда совместные усилия датских, немецких, австрийских, норвежских, английских, французских и японских ботаников привели к появлению целого ряда публикаций, среди которых следует отметить некоторые флористические (Wendelbo, 1952; Koje, Rechinger, 1954; Enumeration. . ., 1954; Kitamura, 1960) и ботанико-географические (Dückelman, 1951; Volk, 1954; Neubauer, 1954, 1955; Ratjens, 1958, и др.) работы. Благодаря им появилась возможность сопоставить растительность смежных районов Афганистана и СССР и разработать предварительные схемы геоботанического районирования этих районов (Агаханянц, 1960, 1961).

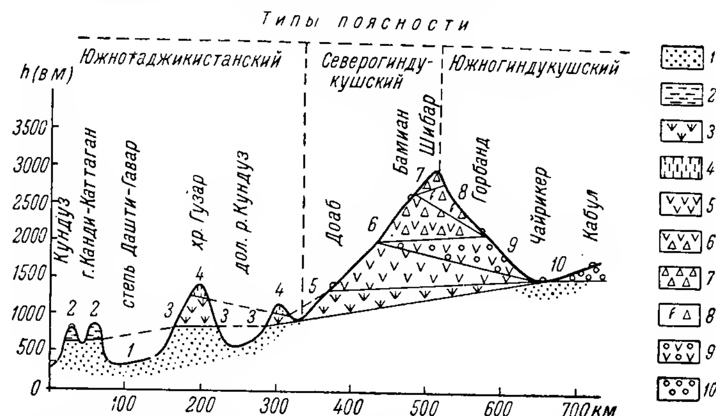
Обзорный характер большинства указанных работ определил недостаточную их конкретность. По ним иногда трудно представить поясные и региональные отличия в растительном покрове. Кроме того, многие публикации зарубежных ботаников в значительной мере оторваны от того, что сделано флористами и геоботаниками в смежных с Афганистаном районах советской Средней Азии. Этот отрыв, естественно, значительно снизил ценность указанных публикаций и вызвал справедливую критику со стороны советских исследователей (Агаханянц, 1958б; Бочанцев, 1958).

Таким образом, несмотря на обилие специальной литературы по растительности Афганистана, появившейся за последнюю четверть века, до сих пор ощущается явный недостаток как в подробных обзорных монографиях, основанных на синтезе всего накопленного материала, так и в работах, освещающих конкретную ботанико-географическую обстановку любого района страны. В этом смысле полученные нами материалы, находящиеся сейчас в стадии обработки, представляют известный интерес.

По указанному выше маршруту был проложен ботанико-географический профиль через Западный Гиндукуш (см. рисунок). На профиле легко выделяются три типа поясности.

1. Южнотаджикистанский тип поясности, свойственный Таджикской депрессии и ограничивающим ее с юга предгорьям Гиндукуша (Афганский Туркестан по Линчевскому и Прозоровскому, 1946; Афгано-Таджикский равнинный эфемеровый район по Агаханянцу, 1961). Этому региону свойственна следующая смена ботанических поясов (снизу вверх): а) пояс низкотравных эфемероидов (низкотравных полусаванн по Овчинникову, 1957), охватывающий дно депрессии и низкогорья до абс. высоты 600 (700)—900 м (см. рисунок, *1*); б) пояс крупнозлаковых эфемероидов (крупнозлаковых полусаванн по Овчинникову, 1957), представленный на проложенном профиле лишь в пределах низкогорий Банди-Каттаган выше 600—700 м (см. рисунок, *2*); в) пояс полынных пустынь, высотно замещающий предыдущий пояс по южной окраине депрессии в пределах хр. Гузар и расположенный на высотах от 800—1100 до 1200—1400 м (см. рисунок, *3*); г) пояс фисташников занимает приводораздельные части предгорных возвышенностей Гиндукуша (хр. Гузар, район Пули-Хумри) выше 1200—1400 м (см. рисунок, *4*); он представляет собой результат наложения разреженного фисташкового яруса на полынный и крупнозлаково-эфемероидный нижние ярусы (см. рисунок, *4*).

2. Северогиндукушский тип поясности присущ северному склону собственно Гиндукуша до водораздельной его части. Переход к этому типу поясности по маршруту экспедиции наметился в среднем течении р. Кундуз (Сурхаб), в районе



Доши, где наблюдается поворот долины строго на север. В этом регионе отмечается следующий набор поясов: а) пояс полынных пустынь, в отличие от предыдущего района начинающий снизу поясную колонку. Расположен на высотах от 900—1000 до 1300—1400 м; б) пояс гаммадовых пустынь — от 1300—1400 до 2000 м (см. рисунок, *5*); в) пояс гаммадово-полынных пустынь — от 2000 до 2600—2700 м (см. рисунок, *6*); г) пояс акантолимоново-полынной пустыни — от 2600—2700 м до 3000 м (см. рисунок, *7*).

3. Южногиндукушский тип поясности охватывает более короткие и крутые южные склоны Гиндукуша от Кабула-Чайрикера до водораздельной части хребта. Здесь усматриваются три основных пояса: а) пояс полынно-гаммадовой пустыни с преобладанием афганской полыни — от 1500—1600 до 2800 м (см. рисунок, *9*). Этот пояс в нижнем аккумулятивном ярусе низкогорий Кабула—Пагмана на высотах 1600—2000 м переходит в почти чистые полынники (см. рисунок, *10*), а на юго-востоке от Кабула, в Хурде (горы Кухи-Скарам—отроги хр. Сафет-Кух) — в эфедрово-солянковые пустыни, свойственные низовьям р. Кабул и Западному Пакистану в районе Пешавара. Мелкоземистые участки долины р. Кабул покрыты низкотравными эфемероидами (полусаваннами), не имеющими здесь такого широкого распространения, как в Афганском Туркестане; б) пояс остепненных акантолимоново-полынных пустынь — от 2200 до 2700 м (см. рисунок, *8*); в) пояс акантолимоново-полынной пустыни (выше 2700 м), общий с верхним поясом предыдущего региона (см. рисунок, *7*).

Легко заметить, что в последних двух регионах собственно Гиндукуша мы имеем дело исключительно с горными пустынями, представленными в разных поясах лишь различными формациями. Характерно, что по северному склону Гиндукуша растительный покров профилируется поясом гаммадовых пустынь, заходящим далеко на восток, вплоть до Вахана (Агаханянц, 1958а), а по более крутому южному — полынными пустынями со значительной примесью колючеподушечников (нагорных ксерофитов), находящих для себя благоприятную среду в хорошо выраженном денудационном ярусе рельефа с деструктивными грунтами. Не исключено, что оба гиндукушских типа после дальнейшего изучения растительности придется объединить и рассматривать как варианты одного типа поясности.

Приводим краткую характеристику ботанических поясов по приведенному профилю.

В Афгано-Таджикском эфемеровом районе (Афганский Туркестан) фоновое положение занимает пояс низкотравных эфемероидов, в котором формации *Carex pachystylis* Gay. и *Poa bulbosa* L. безраздельно господствуют до высоты 500 м. Выше к низкотравному фону примешиваются эфемероидные крупнозлаковники — *Elytrigia trichophora* (Link) Newski, *Hordeum leporinum* Link, *H. bulbosum* L., сочетающиеся с разреженными экземплярами *Lagonychium farctum* (Banks et Sol.)

Bobr. и *Alhagi camelorum* Fisch., создающими своеобразный пятнистый аспект. В оазисах естественный травостой подавлен или значительно видоизменен. Так, в Кундузском оазисе вся первая терраса Кундуза занята рисовыми и хлопковыми полями, между которыми встречаются заболоченные участки с *Phragmites communis* Trin., *Typha angustifolia* L. и *Polygonum persicaris* L., а по окраинам — рудеральная растительность с *Lagonychium farctum*, *Setaria* sp., *Cychorium intybus* L. На галечниках Кундуза кое-где сохранились чахлые кустики *Tamarix* sp., сильно вытоптанные. На второй террасе Кундуза культурных земель меньше, и здесь на фоне ассоциаций *Carex pachystylis* широко представлены *Thaeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski и *Elytrigia trichophora*.

На засоленных участках в пределах пояса низкотравных эфемероидов встречаются редкие экземпляры солянок, среди которых выделяется *Salsola carinata* C. A. M.; на редких песчаных участках обычна *Aristida gerardiana* L., на щебнистых склонах изредка встречаются *Hammada griffithii* (Moq.) Iljin и *Peganum harmala* L.

На западных склонах хр. Гузар в верхних пределах пояса (на высотах 650—900 м) синузия *Carex pachystylis* заметно ослабевает. Появляется гаммадовый ярус из *Hammada vakhanica* Pauls., изредка с примесью *Artemisia maritima* s. l. В ущельях хребта на участках грунтового увлажнения обычны осоково-ситниковые лужайки, окаймленные пустынной растительностью, сложенной гаммадой, *Lagonychium farctum* и солянками. На конгломератных откосах ущелий встречаются единичные *Cynanchum acutum* L. и хвойники (*Ephedra* sp.). Осочковые и мятличковые группировки сохраняются лишь на водораздельных частях холмов и пологих, неразмытых участках склонов. На осыпях в ущельях обычны редкие экземпляры *Ferula afghanica* Hiroe. На древних щебнистых денудационных поверхностях, занимающих в этом районе на высотах 760 и 900 м огромные площади, роль осочки вообще сводится к минимуму; фоновое значение здесь приобретают сначала гаммадовые разреженные (сомкнутость не более 5—7%) ассоциации (абс. выс. 760 м), затем гаммадово-гармаловые ассоциации (плато Шир-Куль, абс. выс. 900 м) с участием *Lagonychium farctum*, *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch. и *Alhagi camelorum*, разнообразящиеся порослью *Calamagrostis* sp., *Cynodon dactylon* (L.) Pers. и кустиками *Tamarix ramosissima* Ledeb. вдоль ручейков. Растительность на таких платообразных поверхностях стравлена и выбита скотом до земли. Иногда встречаются участки пухлых солончаков. На склонах, спускающихся к этим плоским платообразным поверхностям, преобладают пустыни из *Artemisia turanica* H. Krasch. и *Hammada vakhanica* с примесью *Acanthophyllum squarrosum* Boiss. Осочковая формация выше 900 м уже нигде господствующего положения в растительном покрове не занимает, хотя отдельные фрагменты низкотравных эфемероидов встречаются до высоты 2500 м во всех поясах.

Пояс крупнозлаковых эфемероидов в Афганском Туркестане начинается с 600—700, иногда — с 800 м на водораздельных участках пологих гор Банди-Каттаган и в адырной полосе хр. Гузар. До 900 м наблюдается активная примесь к мятличково-осочковому фону лентостника *Thaeniatherum crinitum*. На северных склонах роль осочки заметно падает и фоновую роль начинают играть *Hordeum leporinum* и *Elytrigia trichophora*. На смытых участках склонов хр. Гузар эти формации становятся разреженными, обогащаются полынями (*Artemisia turanica*), которые подчас начинают доминировать в растительном покрове.

В районе Пули-Хумри крупнозлаковые эфемероиды самостоятельного пояса уже не образуют, но занимают достаточные площади на северных и западных склонах пологих холмов. На высотах 900—1000 м здесь преобладают ассоциации *Aegilops squarrosa* L., *Phleum graecum Boiss.* (?), *Bromus commutatus* Schrad., *Elytrigia trichophora* с примесью пустынных (полыни) и рудеральных (*Centaurea picris* Pall.) элементов; при этом эгилопсники и группировки *Elytrigia trichophora* сосредоточены в понижениях между холмами, северные склоны обычно покрыты ассоциациями *Phleum graecum*, а южные склоны, водораздельные гребни и ощебненные участки склонов всех экспозиций со смытыми почвами покрыты полынниками с примесью *Climacoptera lanata*, вообще господствующими в этом районе. В ложбинках с руслами пересохших водотоков встречаются редкие экземпляры *Artemisia scoparia* W. et K. и *Atraphaxis laetevirens* (Ledeb.) Jaub. et Spach. Иногда наблюдается наложение разреженного яруса *Pistacia vera* L.

Пояс полынных пустынь с господством *Artemisia turanica* хорошо прослежен на хр. Гузар и в окрестностях Пули-Хумри на высотах от 800—1100 до 1200—1400 м. Господствующая формация туранской полыни представлена многочисленными вариантами: на щебнистых плато — с примесью гаммады ваханской и гармалы, на засоленных участках — с *Salsola dendroides* Pall., на мелкоземистых склонах — с примесью эфемероидных злаков, осочки, *Cousinia* sp. и *Stilene* sp. Характерно крайнее однообразие аспекта полынных группировок: серые, лишь изредка разнообразящиеся указанными примесями площади, покрытые полынниками, тянутся на многие десятки километров. К сожалению, вызванное сжатыми сроками быстрое передвижение экспедиции не позволило более детально ознакомиться с составом этого пояса.

Пояс фисташников хорошо представлен на хр. Гузар и в окрестностях Пули-Хумри выше 1200—1400 м, хотя редкая примесь фисташки (*Pistacia vera*) отмечается уже с 900—1000 м абс. высоты. Наложение фисташкового яруса на крупнозлаково-эфемероидный и полынный фон на северо-западных склонах хр. Гузар начинается с 1300 м сначала на смытых участках склонов и осыпях, а выше 1400 м — уже на мелкоземистых участках, защищенных от ветробоя и, по-видимому, отличающихся значительным снегоотложением зимой. На восточном склоне того же хребта фисташковый пояс спускается до 1200 м, ниже этого уровня переходит в полынный, с 1000 м — в гаммадово-полынный, а с 800 м — в мятличково-осочковый пояс. Вновь фисташники отмечены уже в районе Пули-Хумри, но на более низком гипсометрическом уровне — с 1000—1100 м, причем преобладают полынные варианты. Приводим описание такого фисташника.[1]

Афганистан, Каттаган, сев. скл. Гиндукуша, пологие возвышенности в 20 км к северо-востоку от Пули-Хумри и в 17 км к югу от Баглана, абс. выс. 1100 м, южн. склон. задернованный, мелкоземистый, сомкнутость — 85%, 6 ноября 1962 г.

Виды	Обилие	Высота
Pistacia vera L.	4	3.5 м
Artemisia tenuisecta Nevski	7	45 см
Aellenia subaphylla (C. A. M.) Ael.	2	1.2 м
Salsola dendroides Pall.	2	1 м
Scaligeria sp.	2	40 см
Stellaria alsinoides Boiss. et Buhse	4	4 см
Koelpinia linearis Pall.	2	18 см
Alyssum desertorum Stapf.	2	6 см
Bromus sp.	2	7 см
Agropyron cristatum (L.) Gaertn.	2	30 см

На восточных склонах отмечались полусаванные варианты этих полынных фисташников с большей разреженностью полыней, со значительной примесью *Phleum paniculatum* Huds. и других крупнозлаковых эфемероидов и с редким участием в группировках *Ferula diversivittata* Rgl. et Schmalh. В ложбинах между возвышенностями, на щебнистых сухих днищах временных потоков фисташка почти отсутствует, встречаются лишь редкие экземпляры *Salsola dendroides*, *Perowskia artemisioides* Boiss., полыней и коровяка *Verbascum thapsus* L.

Отмечены фисташники и на южном склоне Гиндукуша, в районе Пагмана, но уже на высоте 2000—2100 м, крайне разреженные, на каменистых склонах с редкой примесью миндаля и с полынным (*Artemisia afghanica* Rech. et Koje), остепненным ковылями (*Stipa* sp.) нижним ярусом; в последнем присутствуют также *Acantholimon polystachyum* Boiss., *Cousinia bamiana* Rech. et Koje, мятлики и астрагалы.

Северогиндукушский район имеет поясную колонку, начинающуюся поясом полынных пустынь, в котором *Artemisia turanica* и *A. scoparia* создают фоновые формации с сомкнутостью покрова не более 20—25%. Обычна заметная примесь гаммады ваханской, гармалы, *Climacoptera lanata*. На конусах и осыпях преобладает *Artemisia scoparia*, изредка встречаются *Stipa subbarbata* Roshev., *Acanthophyllum squarrosum*, чий, гаммада. В средней части пояса полынники на мелкоземистых пологих склонах обогащаются кострами, перловником *Melica secunda* Rgl., овсюгом *Avena fatua* L. На конгломератных откосах единично встречается *Sophora hortensis* (Boiss. et Buhse.) Rech., на каменистых и галечных крутых берегах р. Сурхаб обычны *Ampelopsis vitifolia* (Boiss.) Planch., *Clematis* sp. (*songorica?*), на поймах часто отмечаются угнетенные заросли *Tamarix leptostachys* Bge. и *Salix wilhelmsiana* M. B. Иногда на конусах выноса попадаются редкие кустики *Nitraria schöberi* L. С 1200 м на щебнистых террасах примесь гаммады становится все заметней. Полыни все больше локализуются на склонах, а на щебнистых днищах долин и террасах доминирующую роль приобретает *Hammada vakhanica*. Переход к гаммадовому поясу происходит постепенно.

Пояс гаммадовой пустыни имеет в этом регионе наибольший вертикальный и территориальный размах. Начинаясь от 1300—1400 м, пояс охватывает склоны почти до 3000 м. На участках горного плакора гаммадники создают группировки с покрытием не более 10%. Помимо доминирующего вида, в них принимают участие полыни, *Salsola aurantiaca* Bge., *S. foetida* Del., гармала, *Acanthophyllum pachystegium* Rech., *Kochia iranica* (Hausskn. et Bornm.) Litw., *Atriplex flabellum* Bge., *Capparis spinosa* L., изредка — *Ferula diversivittata*, *Erigeron* sp. На осыпях к разреженному (до 12—15%) гаммадовому фону примешиваются *Colutea persica* Boiss. var. *buhsei* Boiss., *Nepeta cataria* L., *Alhagi camelorum*, чий. В узких ущельях (Ишпушта) на высотах 1500—1700 м щебнистые склоны покрыты довольно пестрой свитой гаммадовых группировок, в которых принимают участие *Salsola aurantiaca*, гармала, астрагалы из секции *Tragacantha*, *Malacurus* sp., *Artemisia persica* Boiss., *Glaucium* (*fimbrilligerum* Boiss.?), *Echinops chloroleucus* Rech. На щебнистых террассах встречаются мирикарии и *Perowskia artemisioides*.

Пояс гаммадово-полынной пустыни, начинающийся с 2000 м. выделен предположительно. По существу — это продолжение того же гаммадового пояса, местами обогащенного полынными группировками, приобретающими фоновое значение, а иногда снова уступающими господство гаммадникам. Выше Бамианского прохода рельеф становится более рассеченным, высоты контрастными; денудационный ярус рельефа с деструктивными грунтами, обилием осыпей, щебнистых склонов и скаль-

[1] Описания не могли быть выполнены с исчерпывающей полнотой из-за фенологически позднего времени.

ных обнажений накладывает отпечаток на растительные ландшафты. Группировки становятся более разреженными, появляются многочисленные хамефиты—акантолимоны, хвойники (*Ephedra aitchisonii* (Stapf.) V. Nik., *E. tibetica* (Stapf.) V. Nik.), акантофиллумы (*Acanthophyllum grandiflorum* Stocks.), отдельные томилляры. В районе Бамиана (абс. выс. 2500 м) пустынность пояса достигает максимума. Сомкнутость группировок не превышает 2—3%. Полыни почти исчезают и замещаются гармалой, *Halogeton glomeratus* (MB.) C. A. M., *Salsola aurantiaca*. Отмечается значительная примесь акантолимонов, используемых местным хазарейским населением на топливо. Учитывая, что акантолимоны используются на топливо в самую последнюю очередь, после того как истреблены неколючие полукустарники, можно предположить, что фитоценотическая роль полыней в районе Бамиана ослаблена вследствие потребления их на топливо.

Пояс акантолимоново-полынной пустыни прослежен лишь в нижней его части — от 2600—2700 м до перевала Шибар (3000 м). На более пологом северном склоне примесь акантолимонов к полынному фону несколько меньше, чем на крутом южном. Ботаническое содержание пояса из-за быстрого передвижения детально установить не удалось.

Южногиндукушский тип поясности прослежен лишь путем альтиметрических засечек и отдельных описаний. Поясная колонка по маршруту Кабул—Чайрикер—Горбанд—Шибар начинается фрагментами пояса низкотравных эфемероидов (полусаванн) по дну рр. Кабул и Панджшер.

С 1800 м, с переходом на горные склоны, начинается пояс полынных пустынь с господством формации *Artemisia afghanica* Rech. et Koje; на крутых (до 30°) мелкоземистых склонах группировки этой полыни имеют сомкнутость до 40—60%. Помимо доминирующего вида, в ассоциациях отмечены *Cousinia bamiana* Rech. et Koje, *Acantholimon polystachyum* Boiss., астрагалы из секции *Tragacantha*. На возвышенностях возле Кабула в полынных группировках (сомкнутостью не более 25%) встречаются *Ceratocarpus urticulosus* Bluk., *Salsola pestifer* A. Nelson, *Acantholimon longiflorum* Boiss., *Clematis asplenifolia* Schrenk. К юго-востоку от Кабула в Хурдских горах (хр. Кухи-Скарам) эти пустыни обедняются еще больше, сомкнутость их падает до 5—7%. Помимо афганской полыни, в группировках присутствуют *Cousinia* sp. (*auriculata* Boiss.?), *Eurotia ceratoides* C. A. M., хвойники, многочисленные акантолимоны, колючие астрагалы, солянки, гаммада, в нижней части склонов — *Verbascum thapsus*, *Perowskia* (*abrotanoides* Karel.?), в долинах — выкорчеванные ивняки (*Salix turanica* Nas., *S. wilhelmsiana*), на поймах — ситниковые луговины с примесью *Polygonum lapathifolium* L.

Пояс полынно-гаммадовой пустыни по существу — верхняя полоса рассмотренного пояса полынных пустынь (1500—2200 м), связанная с деструктивными грунтами крутого южного склона Гиндукуша. Здесь к полынникам примешивается гаммада ваханская. На мелкоземистых участках встречаются пятна томилляровых степей с господством *Perowskia abrotanoides* Karel., *Nepeta bracteata* Benth., *Scrophularia cabulica* Benth. и с примесью ковылей (*Stipa* sp.), рисовидок (*Piptatherum coerulescens* P. Beauv.), *Eremostachys cabulica* Beck. et Rech., мятликов, астрагалов, кузиний (*Cousinia rubiginosa* Kult., *Cousinia* sp.), *Chenopodium botrys* L., *Dianthus paghmanicus* Rech. Иногда наблюдается наложение разреженного яруса *Pistacia cabulica* Stocks.

С высоты 1200 м гаммадово-гармаловая примесь к полынному фону усиливается. На осыпях появляются *Ferula diversivittata*, прутняк (*Kochia* sp.), томилляры, солодка (*Glycyrrhiza* sp.). В верхних пределах пояса отмечены в примеси акантолимоны и *Capparis spinosa*, в долинах (Горбанд) — облепиховые заросли (*Hippophäe rhamnoides* L.) с участием *Berberis* sp.

Пояс остепненных акантолимоново-полынных пустынь начинается с высоты 2200 м. С этого уровня ослабевает роль гаммады и усиливается значение акантолимонов, хвойников, кузиний, дерновинных злаков и томилляров. Сомкнутость группировок возрастает. Появляются фрагменты ковыльных и рисовидковых степей на мелкоземистых участках. На верхнем пределе пояса (абс. выс. 2700 м) на осыпях появляются юганники (*Prangos* sp.) и камольники (*Ferula* sp.).

С 2700 м начинается пояс акантолимоново-полынной пустыни, отличающийся на южном склоне по сравнению с северным обилием акантолимонов. В целом, ботанический состав этого пояса в деталях установить не удалось.

Приведеную поясную схему Западного Гиндукуша следует считать предварительной. Ее предстоит во многом уточнить. Для раскрытия содержания поясов еще требуются специальные систематические исследования. Однако построенная на полевом материале эта схема и приведенные данные могут оказаться полезными как для развития конкретных представлений о растительности Северного Афганистана, так и для будущих исследователей, которым предстоит изучать растительность этой страны.

Литература

Агаханянц О. Е. (1958а). Краткий обзор растительности Бадахшана. Сб. ст. Тадж. фил. ВГО; Тр. АН Тадж. ССР, 99. — Агаханянц О. Е. (1958б). Ботанико-географические исследования в Афганистане. Изв. Отд. ест. наук АН Тадж. ССР, 1 (25). — Агаханянц О. Е. (1960). Заметки о ботанико-географических районах Таджикистана и северо-восточного Афганистана. Изв. Отд. с.-х. и биолог. наук АН Тадж. ССР, 1 (2). — Агаханянц О. Е. (1961). Растительность Северо-Восточного Афганистана, Сб. тр. Тадж. фил., Геогр. общ. СССР, 2. — Бочанцев В. П. (1958). О некоторых неотложных задачах советской ботаники. Тр. САГУ, нов. сер., 136, биолог. науки, кн. 32. — Вавилов Н. И. и Д. Д. Букинич. (1929). Земледельческий Афганистан. — Линчевский И. А. и А. В. Прозоровский. (1946). Основные закономерности распределения растительньсти Афганистана. Сб. научн. раб., выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). — Овчинников П. Н. (1957). Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. Флора Тадж. ССР, 1. — Федченко Б. А. (1938). Материалы для флоры Афганистана. Сб. раб., посвящ. памяти акад. Фомина. — Bornmüller J. (1934). Aus der Flora Afghanistans. Bot. Jahrbuch, 66. — Duckelman R. (1951). Die Holzgewächse und Waldformen von Afghanistan, nach ihrer klimatischen Bedingheit und geographischen Verteilung. Generalbericht d. Abt. Forstwesen, Kgl. Afghan. Depart. f. Landwirtsch. — Enumeration and descriptions of the plants collected by L. Edelberg and M. Köle on «The 3-rd Danish expedition to Central Asia» and by W. Koelz, H. F. Neubauer, O. H. Volk and others in Afghanistan. (1954). Det. Kgl. Danske Videnskab., selskab. Biol. skr., 8, 1. — Haeckel I. u. W. Troll. (1938). Botanische Ergebnisse der Deutschen Hindukusch-Expedition 1935. Rep. Spec. nov. veg., Beihefte, 108, 1. — Kerstan G. (1937). Die Waldverteilung und Verbreitung der Baumarten in Ost-Afghanistan und in Chitral. В кн.: Deutsche in Hindukusch, Bericht d. Deutsch. Hind.-Exped. 1935 der Deutsch. Forschungsgemeinschaft. — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. Results of the Kyoto university scientific expedition to the Karakoram and Hindukush (1955) 2, Kyoto univ., IX. — Koje M. u. K. H. Rechinger. (1954). Symbolae Afghanicae. Det. Kgl. Danske Vidensk. selskab., 8, 2. — Neubauer H. F. (1954). Die Wälder Afghanistans, Festschr. f. E. Aichinger, 1. — Neubauer H. F. (1955). Versuch einer Kennzeichnung der Vegetationverhältnisse Afghanistans, Ann. d. Naturhist. Museums in Wien, 60. — Ratjens K. (1958). Mediterrane Beziehungen und Züge in der Landschaft Afghanistans. Erde, 89, 3—4. — Voigt M. (1933). Kafiristan. Diss. Halle. — Volk O. H. (1954). Klima und Pflanzenverbreitung in Afghanistan, Vegetatio, 5—6. — Wendelbo P. (1952). Plants from Tirich Mir (A contribution to the flora of Hindukush). Nytt. Mg. f. Bot., I.

Ботанический институт
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

(Получено 3 VI 1963).

ХРОНИКА

УДК 581.9 : 006.3

РАБОТА НАУЧНОГО СЕМИНАРА ОТДЕЛА ГЕОБОТАНИКИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ В. Л. КОМАРОВА АН СССР ЗА 1962—1963 гг.

За период с ноября 1962 г. по май 1963 г. состоялось 19 заседаний семинара Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа). На каждом из них в среднем присутствовало 65 человек, временами это число доходило до 100. В работе семинара участвовали представители 28 различных учреждений из 17 городов нашей страны, а также зарубежные ученые из Чехословакии, Румынии, Монгольской Народной Республики и Демократической Республики Вьетнам.

Работа научного семинара Отдела геоботаники БИНа, руководимого докт. биолог. наук проф. А. А. Юнатовым, протекала в благоприятных условиях, у советских геоботаников, и в частности в самом крупном в нашей стране коллективе геоботаников БИНа, наблюдается повышенный интерес к совершенствованию теории и методологии нашей науки. Этим определялся в значительной мере подбор докладов и сообщений на заседаниях семинара, обсуждение которых часто выливалось в широкую дискуссию.

Первым и наиболее важным направлением работы семинара за рассматриваемый период было о б с у ж д е н и е о б з о р н ы х д о к л а д о в т е о р е т и ч е с к о г о и м е т о д о л о г и ч е с к о г о с о д е р ж а н и я. В этом выражается значительный прогресс деятельности семинара по сравнению с предыдущим периодом (см. отчет в № 11 Ботанического журнала за 1962 г.). Таких докладов было сделано 4.

М. В. Марков (Казанский государственный университет) в докладе «Современное состояние и перспективы развития экспериментальной геоботаники» призвал к более широкому внедрению эксперимента и методических достижений других наук в геоботанические исследования, что, конечно, было поддержано всеми присутствующими. Однако вызвало возражения разделение геоботаники на описательную и экспериментальную и противопоставление их друг другу. Марков расценивает экспериментальную геоботанику как высший этап в развитии нашей науки и считает, что только она дает точные результаты. Все выступавшие по этому поводу (О. В. Заленский, В. Д. Александрова, В. Б. Сочава, Б. Н. Норин) подчеркивали, что наука едина, и подобное разделение в своей основе неверно и схоластично. Есть экспериментальный метод — один из многих, а применение его зависит от задач исследований. Во многих случаях в геоботанике эксперимент не возможен или не нужен, тогда используются описательный и другие методы. Но это не значит, что наша наука в целом не может быть точной, для этого необходимо внедрение новых точных методов исследования. Докладчик в заключительном слове согласился в общих чертах с этими высказываниями.

Вызвал также возражения упрек Маркова в адрес геоботаников. По его мнению, они должны заниматься преимущественно агрофитоценозами. Только в этом видит докладчик возможность помощи сельскому хозяйству со стороны геоботаников. Е. П. Матвеева сообщила, что в нашей стране около полутора тысяч сельскохозяйственных научных учреждений, которые занимаются агрофитоценозами и не более ста биологических институтов, призванных решать основные теоретические вопросы нашей науки. Перед геоботаниками СССР стоит важная задача — изучение огромных территорий природного растительного покрова. Даже при коммунизме, по мнению В. Б. Сочавы, лишь 30% нашей территории будет интенсивно использоваться, а на остальных 70% естественный растительный покров сохранится, он должен быть улучшен и рационально использован.

А. А. Ниценко (Ленинградский государственный университет) в докладе «О некоторых путях развития геоботаники» обратил внимание на то обстоятельство, что существует досадный разрыв между накопленным в геоботанике материалом и объемом его применения производственными организациями. Причины этого он видит в следующем: 1) в нежелании производственников использовать материал вследствие объективных трудностей, отсутствия опыта применения научных данных или скептического отношения к ним; 2) в недостаточной деятельности самих геоботаников по пропаганде и внедрению методов использования геоботанических данных; 3) в использовании при геоботанических исследованиях некоторых представлений, которые нуждаются в известном пересмотре, в недостаточном развитии методики или в применении методов, не соответствующих уровню поставленных задач. В докладе он развил последние положения.

Этот доклад собрал большую аудиторию и вызвал широкое обсуждение (в прениях выступило 18 человек). Почти все выступавшие были согласны с Ниценко в том, что сами геоботаники в значительной мере несут ответственность за создавшийся разрыв нашей науки и практики и признали необходимость пересмотра некоторых понятий и методов, объективизации исследований и т. д.

Б. А. Тихомиров (БИН АН СССР) сделал большой обзорный доклад на тему: «Основные проблемы геоботаники на современном этапе и некоторые организационные вопросы». Доклад был вызван необходимостью продумать и обсудить современное состояние нашей науки и наметить пути ее развития на ближайшие годы в свете Постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР о развитии биологической науки.

Геоботаника — наука молодая и быстро развивающаяся, а при развитии любой науки всегда возникают противоречия и дискуссионные вопросы. Современное состояние в геоботанике не является застойным, оно не может рассматриваться и как тупик; появление спорных вопросов есть своего рода болезни роста. Тихомиров перечислил основные проблемы геоботаники, по которым еще нет единого мнения у советских геоботаников: объем и сущность понятия «геоботаника», объем, структура и принципы выделения ассоциаций, проблема классификации растительного покрова, проблема истории растительного покрова и др. При разрешении этих проблем он предложил принять такой порядок: 1) организовывать исследовательскую работу по спорным вопросам; 2) созывать рабочие совещания и симпозиумы с обсуждением конкретных предложений по тем или иным вопросам; 3) разрешать ряд спорных вопросов непосредственно в полевой обстановке, на специально организованных экскурсиях, при посещении стационаров и т. д.; 4) осуществлять специально разработанную и координированную в пределах всего Советского Союза экспериментальную разработку этих проблем с последующим обсуждением материалов.

Геоботаника в нашей стране особенно тесно связана с рядом смежных дисциплин (климатологией, почвоведением, геоморфологией, ландшафтоведением и др.); комплексный подход к анализу растительного покрова — это специфическая черта советской геоботанической школы. Сейчас осознана также необходимость тесного комплексирования с зоологами, микробиологами, биохимиками, физиологами и систематиками растений, начали применяться математические методы обработки геоботанических материалов и т. д.

Тихомиров особо подчеркнул важность научной разработки вопросов, имеющих практическое значение, и необходимость внедрения результатов геоботанических исследований в народное хозяйство и культуру нашей страны. Например, геоботаники могут многое сделать в разработке принципов правильной организации территории, используемой в сельском и лесном хозяйстве; учет некоторых достижений фитоценологии может иметь огромное значение для интенсификации полеводства, огородничества, садоводства; использование геоботанических принципов в садово-парковом строительстве необходимо, но почти отсутствует. Докладчик назвал некоторые пути внедрения результатов геоботанических исследований в практику (подготовка докладных записок правительству с научным обоснованием необходимых организационных мероприятий по улучшению сельского, лесного и других отраслей хозяйства; популяризация знаний о растительном покрове Земли и др.).

Докладчик поставил на обсуждение также ряд организационных мер: он предложил систематически проводить (через 1—2 года) симпозиумы по основным дискуссионным вопросам геоботаники; создать при Отделе геоботаники БИНа номенклатурную комиссию, которая бы в ближайшие год-два разработала единую номенклатуру геоботанических понятий; организовать в крупных городах страны, где есть университеты или биологические научно-исследовательские институты, школы со специализацией по биологии; по единому плану проводить научную работу кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета и Отдела геоботаники БИНа, а студентов-геоботаников последних 2—3 курсов направлять на практику в Отдел геоботаники; необходимо добиться, чтобы в числе специальностей, по которым готовятся студенты университетов, была и геоботаника, и т. д.

В прениях по докладу выступило 14 человек. Все они были согласны в общем с основными положениями доклада и предложениями Тихомирова и сделали много существенных дополнений к ним.

Естественно, что почти всех геоботаников особенно остро интересует улучшение организации нашей работы. Этому было посвящено большинство выступлений. Е. И. Рачковская считает, что исходя из современного состояния изучения основных проблем геоботаники, надо выявить наиболее важные и спорные вопросы и сосредоточить на них внимание всех геоботаников. За этим должен следовать пересмотр планов работы Отдела геоботаники БИНа и исключение из них мелких тем. А. А. Корчагин предложил создавать внутри Отдела для разрешения какого-либо спорного вопроса временные творческие группы.

В. Н. Сукачев в своем выступлении подчеркнул, что Отдел геоботаники БИНа в настоящее время становится координационным центром по геоботанике для всего Советского Союза. Поэтому в его задачу входит координация геоботанических исследований, проводимых не только в академических учреждениях, но и в университетах, сельскохозяйственных и лесных научных и учебных институтах. Об этом также говорили И. Х. Блюменталь, И. В. Ларин, Е. М. Лавренко.

Важность связи геоботаники с практикой отмечали многие (И. В. Ларин, Л. Е. Родин, А. А. Корчагин, Е. М. Лавренко). Чтобы наука дала возможно больше практике, необходима хорошая теория, считает В. Н. Сукачев, и задача Отдела геоботаники несомненно состоит в том, чтобы решать крупные теоретические проблемы, на базе которых будут разрабатываться более частные практические вопросы.

В связи с важностью подготовки кадров, соответствующих современному уровню науки, большое внимание привлекли предложения Б. А. Тихомирова о более тесном объединении работы кафедры геоботаники Ленинградского университета (ЛГУ) и Отдела геоботаники БИНа и об организации средних школ с биологическим уклоном. Эти предложения поддержали А. И. Толмачев, И. Х. Блюменталь, И. В. Ларин, А. М. Семенова-Тян-Шанская, А. А. Корчагин. Последний предложил также организовать при БИНе ботанический лекторий.

М. Ружичка (Биологический институт Словацкой академии наук, г. Братислава) сделал доклад о проблемах геоботаники и состоянии геоботанического картографирования в Чехословакии, который публикуется в № 4 Ботанического журнала за 1964 г.

Второе важное направление работы семинара за рассматриваемый период заключается в о б с у ж д е н и и г о т о в я щ и х с я к п е ч а т и и о п у б л и к о в а н н ы х т р у д о в г е о б о т а н и к о в. И в этом отношении по сравнению с предыдущим периодом (1961—1962 гг.) есть большой сдвиг: обсуждались 2 подготавливаемые к печати работы и 5 опубликованных.

Из числа готовящихся к печати трудов были рассмотрены 2 монографические сводки из III тома «Полевой геоботаники» (издаваемой БИНом): **В. Д. Александровой** «Методика изучения смен растительного покрова» и **В. М. Понятовской** «Учет обилия и особенностей размещения растений в сообществах». Обе статьи задолго до посвященных им заседаний были прочтены многими сотрудниками Отдела геоботаники, поэтому обсуждение их проходило по-деловому. Авторам было задано много вопросов, дан целый ряд конкретных советов, подробно рассмотрены некоторые спорные вопросы. Все выступавшие отмечали высокие научные достоинства обеих работ, тем не менее авторы их признали, что обсуждение было для них полезно и позволит внести некоторые коррективы в текст.

Из числа опубликованных работ на одном из заседаний семинара обсуждались 3 сводки по геоботанике: Б. А. Быкова, И. Д. Ярошенко и М. В. Маркова (подробное сообщение об этом обсуждении см. в № 12 Ботанического журнала за 1963 г.).

Наиболее горячая дискуссия развернулась при обсуждении двух статей, опубликованных в № 4 Ботанического журнала за 1963 г.: А. А. Ниценко «О некоторых спорных вопросах теории геоботаники» и В. В. Мазинга и Х. Х. Трасса «Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников». Много возражений вызвала первая из них. Критический разбор Лавренко статьи Ниценко опубликован в № 8 Ботанического журнала за 1963 г.

Статья В. В. Мазинга и Х. Х. Трасса, прореферированная **Б. Н. Нориным**, вызвала меньшую дискуссию. Выступавшие при обсуждении ее Блюменталь, Исаченко, Лавренко и другие отмечали необходимость изучения таксонов внутри ассоциаций (субассоциаций и социаций) и экологической амплитуды ассоциаций, важность более глубокого исследования синузий, в чем эстонские геоботаники достигли больших успехов.

Два рассмотренных выше направления работы семинара за прошедший период были основными, в будущем они должны получить дальнейшее развитие.

Третье направление работы семинара — о б с у ж д е н и е н а у ч н ы х д о к л а д о в, р е з у л ь т и р у ю щ и х м н о г о л е т н и е и с с л е д о в а н и я г е о б о т а н и к о в — в 1962—1963 гг. было несколько слабее представлено, чем в предыдущий период. Были сделаны два доклада. Доклад **И. В. Ларина** (БИН) «Перспективы луговодства в СССР» основан на его многолетнем опыте изучения природной кормовой площади в целях ее рационального использования; доклад **Тхай-Ван-Чинга** (Научно-исследовательский институт леса, г. Ханой) был посвящен «Типам лесов Вьетнама».

Реферативные сообщения на семинаре способствуют более широкому ознакомлению с современной зарубежной и отечественной литературой. **А. И. Толмачев** (ЛГУ) сделал критический разбор книги Е. Хультена (E. Hultén, 1962) «Circumpolar Plants». **Е. И. Рачковская** (БИН) проанализировала книгу Е. Ф. Степановой «Растительность и флора хребта Тарбагатай» (1962 г.), **Ю. Н. Нешатаев** (ЛГУ) прореферировал работу С. Кэйна и О. Кастро (S. Cain and O. Castro) «Manual of Vegetation Analysis» (1959), **Г. С. Малышева** (БИН) рассказала о новых фенологических картах и об интегральном методе фенологических наблюдений В. А. Батманова, изложенном в Трудах фенологического совещания (1960 г.) и Материалах к V всесоюзному совещанию по ландшафтоведению (1961 г.). В повестку заседаний семинара было включено также несколько информационных сообщений о работе совещаний и научных командировках. **Е. П. Матвеева** (БИН) доложила о работе IV Геоботанического совещания в Румынии (1962 г.), **А. И. Толмачев** (ЛГУ) — о работе II Всесоюзного совещания по флоре и растительности высокогорий и перспективах дальнейшей работы в этой области (1961 г.), **Б. Н. Норин** (БИН) — о работе и итогах научно-координационного совещания по изучению растительного покрова Сибири и Дальнего Востока (1962 г.), он же рассказал о поездке в Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск), **Т. К. Гордеева** (БИН) сделала информацию о работе совещания по улучшению природных кормовых угодий и созданию культурных пастбищ и сенокосов (Москва, 1963 г.), **Б. А. Тихомиров** поделился своими впечатлениями о поездке в 1962 г. в Канаду, а **О. Е. Агаханянц** (Ботанический институт АН Тадж. ССР) рассказал о поездке в Афганистан в 1962 г. и показал снятый им там кинофильм.

Усиление связей геоботаников БИНа со специалистами других отраслей науки привело к увеличению количества докладов ученых, работающих в областях, смежных с геоботаникой. Состоялось три таких доклада: **Л. Г. Динесмана** (Лаборатория лесоведения АН СССР) «Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев», **А. Г. Гаеля** (Московский государственный университет) «О возрасте ландшафтов на песках степной зоны СССР» и **С. А. Шувалова** (Почвенный институт им. В. В. Докучаева ВАСХНИЛа, Москва) «О состоянии сельского хозяйства и борьбе с эрозией почв в США». Помимо основного, — Объединенного научного семинара геоботанических лабораторий БИНа, на который выносятся наиболее крупные и интересные для всех геоботаников доклады и сообщения, в Отделе геоботаники БИНа периодически функционируют научные семинары в каждой лаборатории и нередко устраиваются совместные заседания 2—3 лабораторий. На них обсуждаются доклады по подготавливаемым к защите кандидатским диссертациям и более частные доклады и сообщения, интересные для специалистов того или иного узкого профиля.

На совместном заседании семинаров лаборатории общей и экспериментальной геоботаники и лаборатории растительности аридных районов **Е. И. Рачковская** и **З. В. Карамышева** сделали доклад о ботанико-географическом районировании западной части Центрального Казахстана. На заседании научного семинара лаборатории общей и экспериментальной геоботаники **М. Ружичка** рассказал на примере изучения сосновых и сосново-дубовых лесов Средней Европы о применяемых в Чехословакии и Польше методах обобщения геоботанического материала и классификации растительных сообществ. Обработав затем этими методами казахстанские материалы, Карамышева и Рачковская провели специальное семинарское занятие по использованию методов обработки геоботанических описаний, предложенных Ружичкой. На заседаниях семинара лаборатории географии и картографии растительности **Ружичка** рассказал о современном состоянии геоботанического картирования в Чехословакии, сотрудники Ленинградского химико-фармацевтического института **А. Ф. Гаммерман** и **Н. А. Борисова** — о типах карт распространения лекарственных растений и некоторых методах их составления, **Т. И. Исаченко** — о совещании по составлению атласов экономических районов (Москва, 1963 г.).

Подводя итоги работы научного семинара Отдела геоботаники БИНа за 1962—1963 гг., следует отметить, что заседания семинара были различными по форме и содержанию, но не было ни одного скучного и бесполезного, все они принесли несомненную пользу.

А. С. Карпенко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено VII 1963).

VOL. XLIX | № 1

JANUARY 1964

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

[1] Reed-grown flat islands, banks and shallows in the lower course of rivers. (*Translator*).

СОДЕРЖАНИЕ